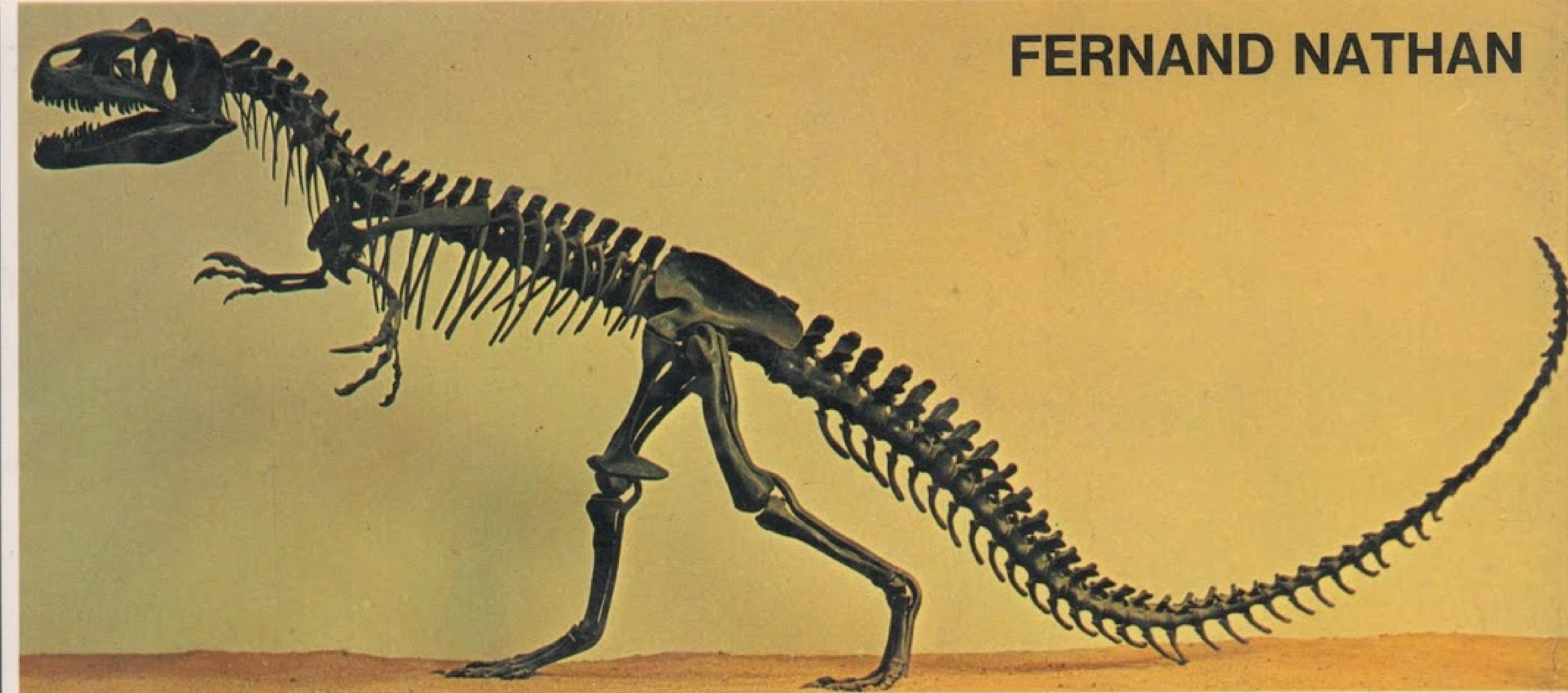
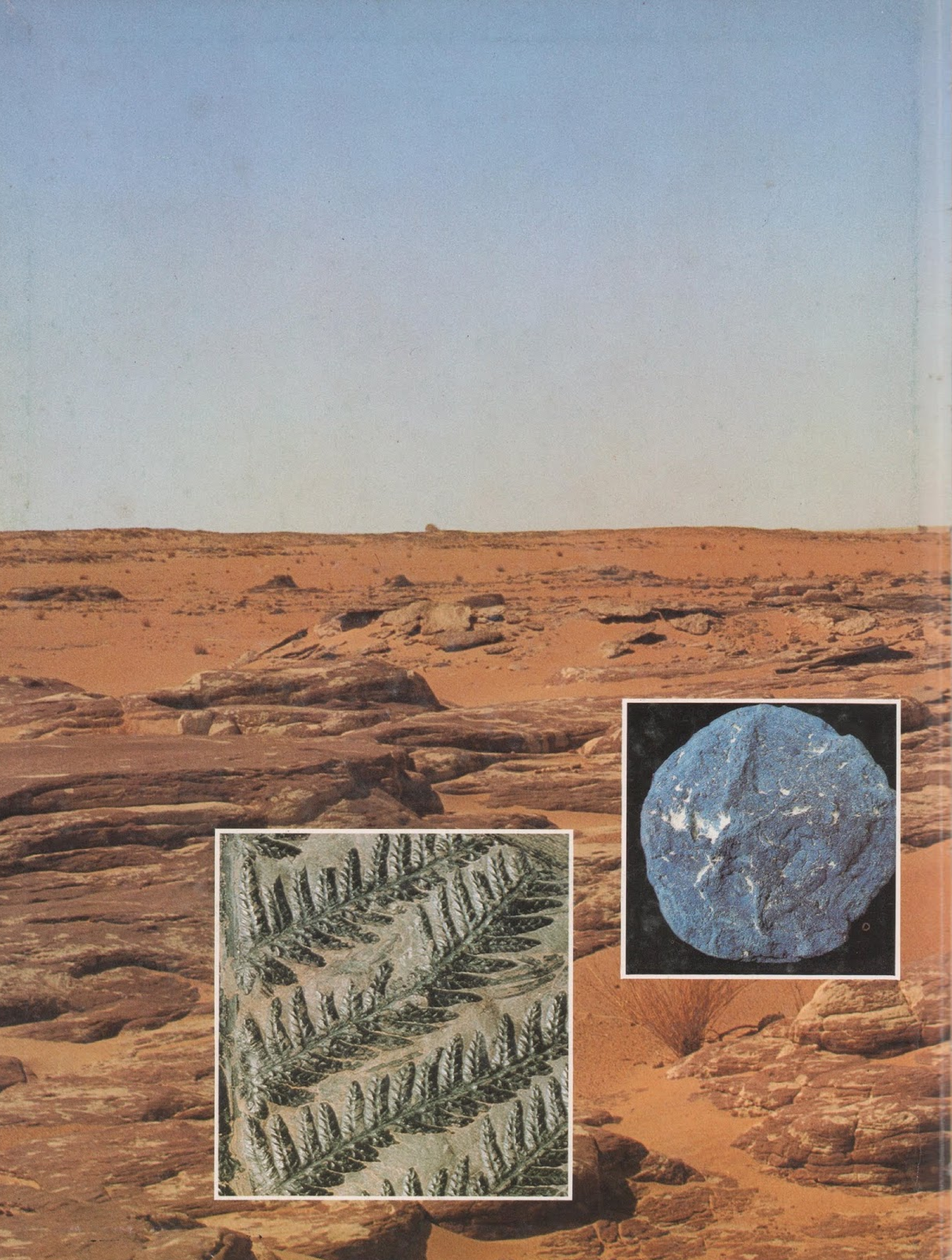
ATLAS DE LA PRÉHISTOIRE





FERNAND NATHAN





ATLAS DE LA PRÉHISTOIRE





Photographies de G. Pinna, L. Spezia
Dessins de G. Pozzi

Vallardi : 12 h, 17 g, 22 h, 77 m; Arduini-Teruzzi : 13 m, 16 g, 30, 31, 59 bg, 64 m, 69 bg. Coleman : 65 h; Office national du tourisme Autrichien : 80 hd. Erwin Christian : 62, 63; Giovenzana E. 16 b; Institut des Sciences Géologiques, Londres : 12 b, 13 g; Marka : 8, 9, 17 d, 21 d, 22, 41 d, 46-47, 51 h, 57, 61 b, 68 h, 70-71, 72 b, 75 bgd. Mazza : 79 mb; Musée de l'Homme, Paris : 76 h, 77 bgd; Musée de Géologie et de Paléonthologie, Florence : 73 hb; Musée de Paléontologie de Rome : 72-73 h; Musée national du Kenya : 76-77 h, 77 m. Publiaerfoto : 74 h; Musée d'Edimburg : 53 a.

Photocomposition : Ateliers Typographiques, Châtillon
N° d'éditeur K 33738
Imprimé en Italie

ATLAS DE LA PRÉHISTOIRE

P. Arduini et G. Teruzzi

Traduction française de Denis-Armand Canal

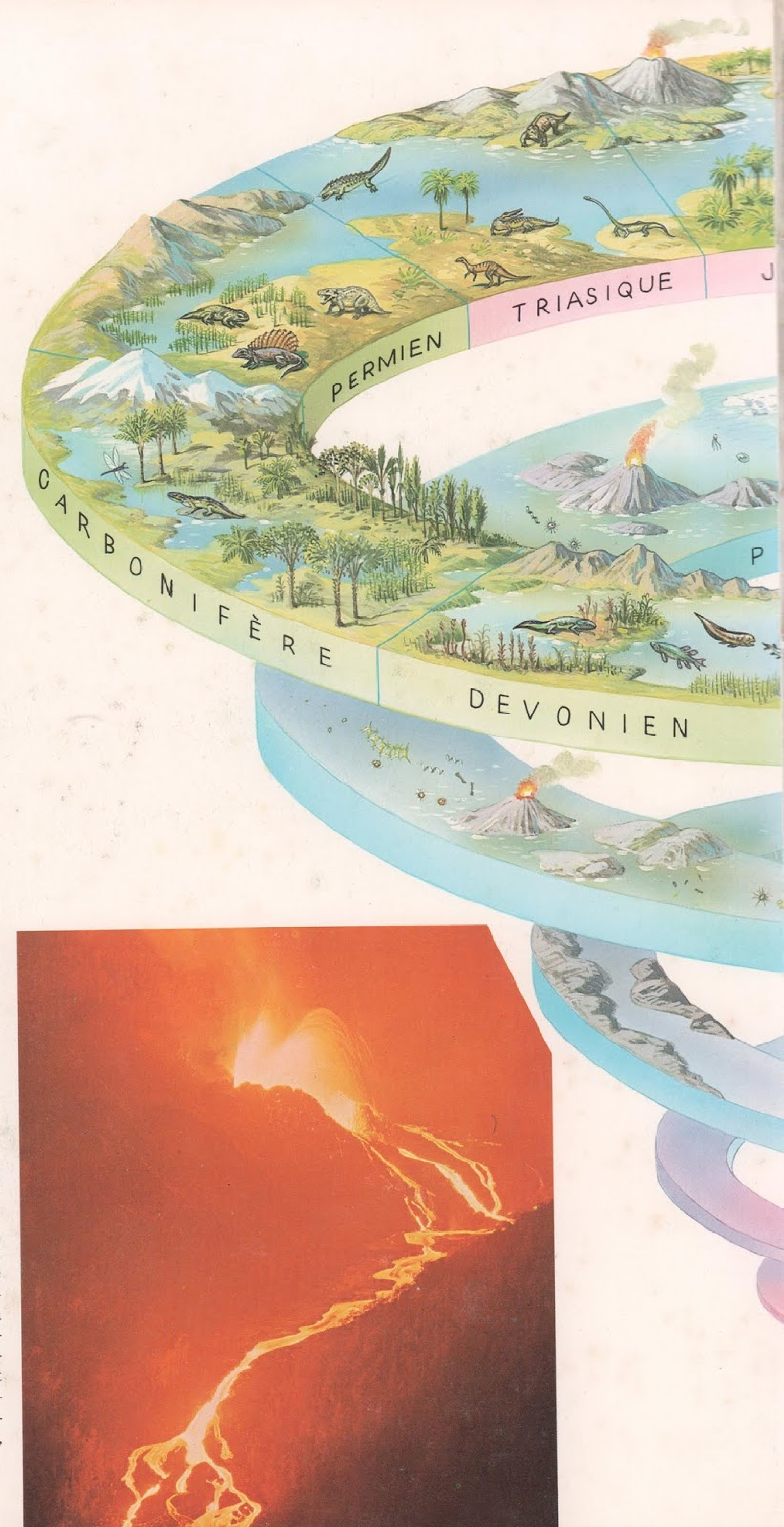
FERNAND NATHAN





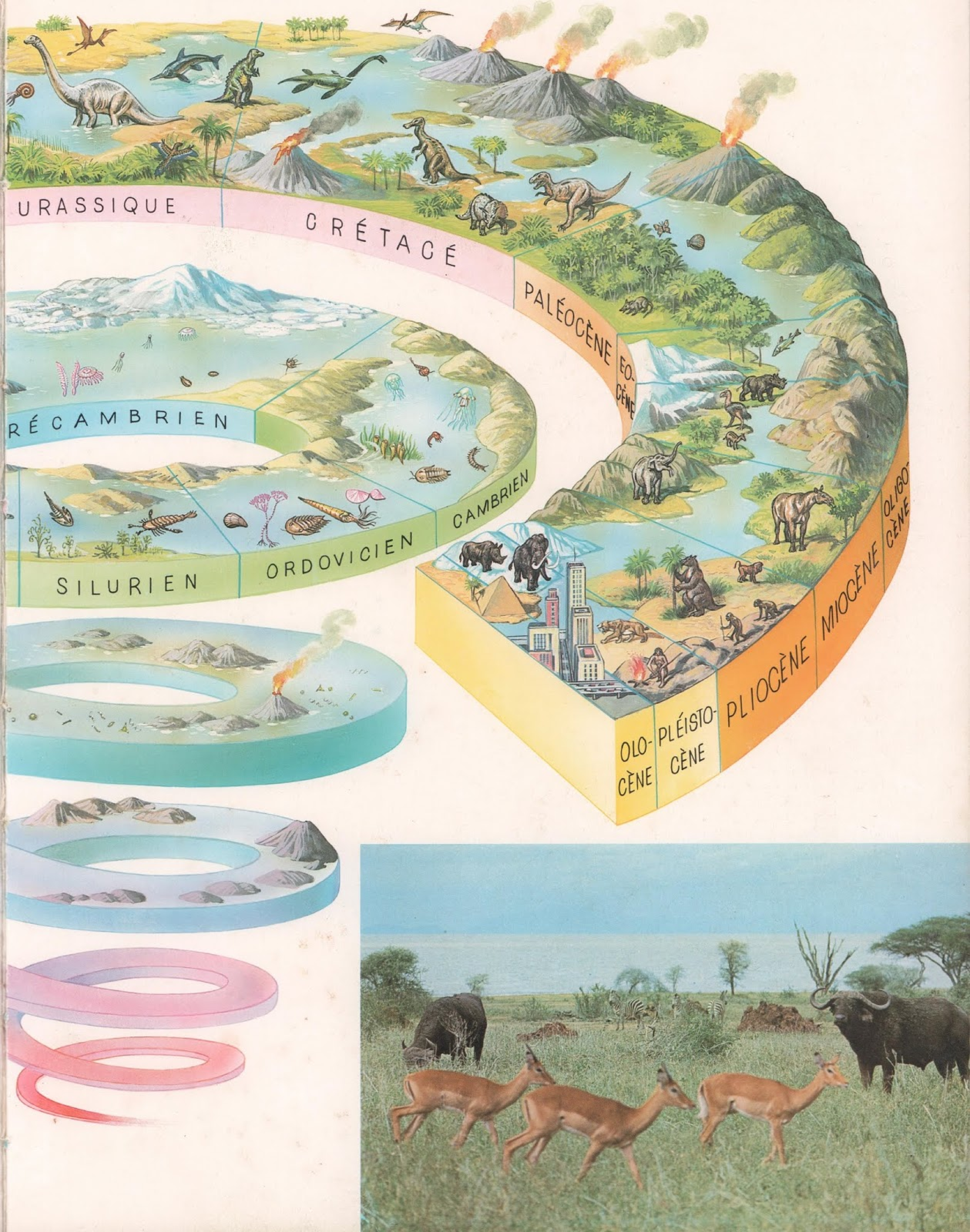
Sommaire

L'histoire de la vie



L'histoire de la vie sur la Terre peut être schématisée sous la forme d'une spirale idéale permettant de suivre les principales étapes de l'évolution par laquelle le monde animal et le monde végétal ont acquis peu à peu les caractéristiques actuelles.

La Terre s'est formée il y a environ 4 milliards et demi d'années, mais ce n'est qu'à la suite de la solidification de l'écorce terrestre et de la formation de l'atmosphère et de l'hydrosphère — avec des caractères différents évidemment de ceux d'aujourd'hui — que se créèrent les prémices ayant entraîné, voici à peu près 3 milliards d'années, l'apparition de la vie, dont les premières formes se développèrent dans les océans ; il s'agissait d'organismes très simples, qui conservèrent pendant longtemps des dimensions microscopiques : les colonies d'algues bleues unicellulaires (les stromatolithes) sont typiques de cette période. Des organismes plus complexes, visibles à l'œil nu, apparurent seulement peu avant le début de l'ère primaire (Paléozoïque) : méduses, vers et mollusques. L'ère primaire, dont les débuts remontent à 570 millions d'années environ, vit l'épanouissement de la vie dans les mers, où furent particulièrement répandus certains invertébrés comme les trilobites, les graptolithes et les brachiopodes ; bien vite se développèrent les premiers vertébrés, les poissons agnathes. Un événement de grande importance eut lieu il y a environ 400 millions d'années : la colonisation des terres en partie émergées par les premières plantes vasculaires et par les premiers invertébrés. Un peu plus tard, au Dévonien, les vertébrés abandonnèrent à leur tour le milieu aquatique et, avec les amphibiens, firent leurs premiers pas sur la terre ferme. Des amphibiens naquirent les reptiles, qui furent les vrais maîtres de l'ère suivante, l'ère secondaire (Mésozoïque). Ils se développèrent non seulement sous forme terrestre, comme des dinosaures, mais aussi sous forme aérienne comme les ptérosaures et marines comme les ichthyosaures et les plésiosaures. Parmi les invertébrés marins du Mésozoïque, les plus répandus furent les ammonites, mollusques céphalopodes. Toujours à l'ère mésozoïque apparurent les mammifères et les oiseaux ; toutefois, ils ne se développèrent pleinement qu'après la crise biologique qui détermina, à la fin de l'ère, la disparition des grands reptiles. Durant l'ère suivante, l'ère tertiaire (Cénozoïque), les organismes végétaux et animaux acquirent un aspect de plus en plus semblable à celui qu'ils connaissent aujourd'hui ; ce fut seulement à l'ère quaternaire, voici environ 2 millions d'années, qu'apparurent les premiers hominiens.



URASSIQUE
CRÉTACÉ
PALÉOCÈNE
EO-
CÈNE
OLIGO-
CÈNE
MIOCÈNE
PLIOCÈNE
PLÉISTO-
CÈNE
OLO-
CÈNE
RÉCAMBRIEN
CAMBRIEN
ORDOVICIEN
SILURIEN

CONIFÈRES GINKGOPHYTES ANGIOSPERMES CYCADALES PTÉRIDOSPERMES PROTOFOUGÈRES FILICALES LYCOPODIALES ÉQUISÉTALES ALGUES/CHAMPIGNONS MOUSSES BACTÉRIES

ÈRE	MILLIONS D'ANNÉES AVANT NOTRE ÈRE	PÉRIODE
QUATERNAIRE Apparition de l'*Homo sapiens*. Grandes glaciations.	2	**HOLOCÈNE** **PLÉISTOCÈNE**
CÉNOZOÏQUE Apparition de l'*Australopithecus*. Premiers singes.	22	**PLIOCÈNE** **MIOCÈNE** **OLIGOCÈNE**
Diffusion dans les mers des foraminifères macroscopiques. Apparition des premiers chevaux et des premiers éléphants. Diffusion des oiseaux et des mammifères.	65	**ÉOCÈNE** **PALÉOCÈNE**
MÉSOZOÏQUE Début de l'orogenèse alpine. Disparition des dinosaures, des ammonites, des reptiles volants et des reptiles marins géants.	140	**CRÉTACÉ**
Premiers mammifères marsupiaux et placentaires. Grande expansion des dinosaures. Premières plantes à fleurs. Premiers oiseaux. Premiers poissons téléostéens. Diffusion des ammonites.	195	**JURASSIQUE**
Premiers mammifères. Premières tortues. Apparition des premiers dinosaures, des reptiles volants et des reptiles marins.	230	**TRIASIQUE**
PALÉOZOÏQUE Formation d'un grand continent unique. Extinction des trilobites et d'autres invertébrés. Premiers reptiles mammaliens.	280	**PERMIEN**
Premiers reptiles. Extinction des graptolithes. Grande extension des forêts. Apparition des premières gymnospermes. Début de l'orogenèse calédonienne.	345	**CARBONIFÈRE**
Premiers vertébrés terrestres : les amphibiens. Apparition des ammonites. Développement des forêts : premières plantes à graines. Premiers squales. Poissons cuirassés.	395	**DÉVONIEN**
Fin de l'orogenèse hercynienne. La vie sur les terres émergées : premières plantes et premiers invertébrés terrestres.	435	**SILURIEN**
Apparition des vertébrés. Premiers coraux. Début de l'orogenèse hercynienne. Premiers céphalopodes. Premiers graptolithes.	500	**ORDOVICIEN**
Apparition de nombreux invertébrés : arthropodes, mollusques, éponges, échinodermes.	570	**CAMBRIEN**
ARCHÉOZOÏQUE Premiers organismes visibles à l'œil nu.		**ALGONKIEN**
Premières traces de vie.	4500	**ARCHÉEN**



PROTOZOAIRES
ÉPONGES
CORAUX
ANNÉLIDES
LAMELLIBRANCHES
CÉPHALOPODES
GASTÉROPODES
ARTHROPODES
BRACHIOPODES
ÉCHINODERMES
GRAPTOLITHES
POISSONS
AMPHIBIENS
REPTILES
OISEAUX
MAMMIFÈRES
HOMME



L'âge de la Terre

La structure interne de notre planète peut être imaginée comme une série d'enveloppes sphériques concentriques, dont la densité augmente au fur et à mesure que l'on s'approche du centre du globe. Partant du point central, on reconnaît trois zones principales ; le *noyau,* le *magma* et l'*écorce.* Le noyau et le magma forment la plus grande partie de la masse de la Terre, tandis que l'écorce constitue une pellicule d'épaisseur variable (5 à 70 kilomètres), très mince si on la compare au rayon du globe (6 378 km environ à l'équateur). Les roches qui affleurent la surface de la Terre peuvent être divisées, d'après leur formation, en :

a. *Roches magmatiques,* originaires du magma refroidi sous l'écorce et sorties de celle-ci ;

b. *Roches sédimentaires,* formées par suite du dépôt des produits de désagrégation des roches préexistantes, ou par dépôt chimique, ou encore par l'action d'organismes vivants comme ceux des récifs coralliens ;

c. *Roches métamorphiques,* dérivées de la transformation des roches enfouies à l'intérieur de l'écorce terrestre et qui ont subi des mutations minéralogiques par suite des hautes températures et des pressions énormes auxquelles elles ont été soumises. D'autres roches métamorphiques se sont formées au contact du magma et des roches de l'écorce terrestre. En effet, celle-ci n'est pas stable : elle est fragmentée en plaques rigides qui se chevauchent continuellement l'une l'autre. En certains endroits, telle plaque glisse sous telle autre et disparaît dans le magma, tandis qu'en d'autres points une nouvelle écorce vient à se former par résurgence hors du magma. Les roches de l'écorce terrestre sont ainsi continuellement en cours de formation, de désagrégation et de mutation.

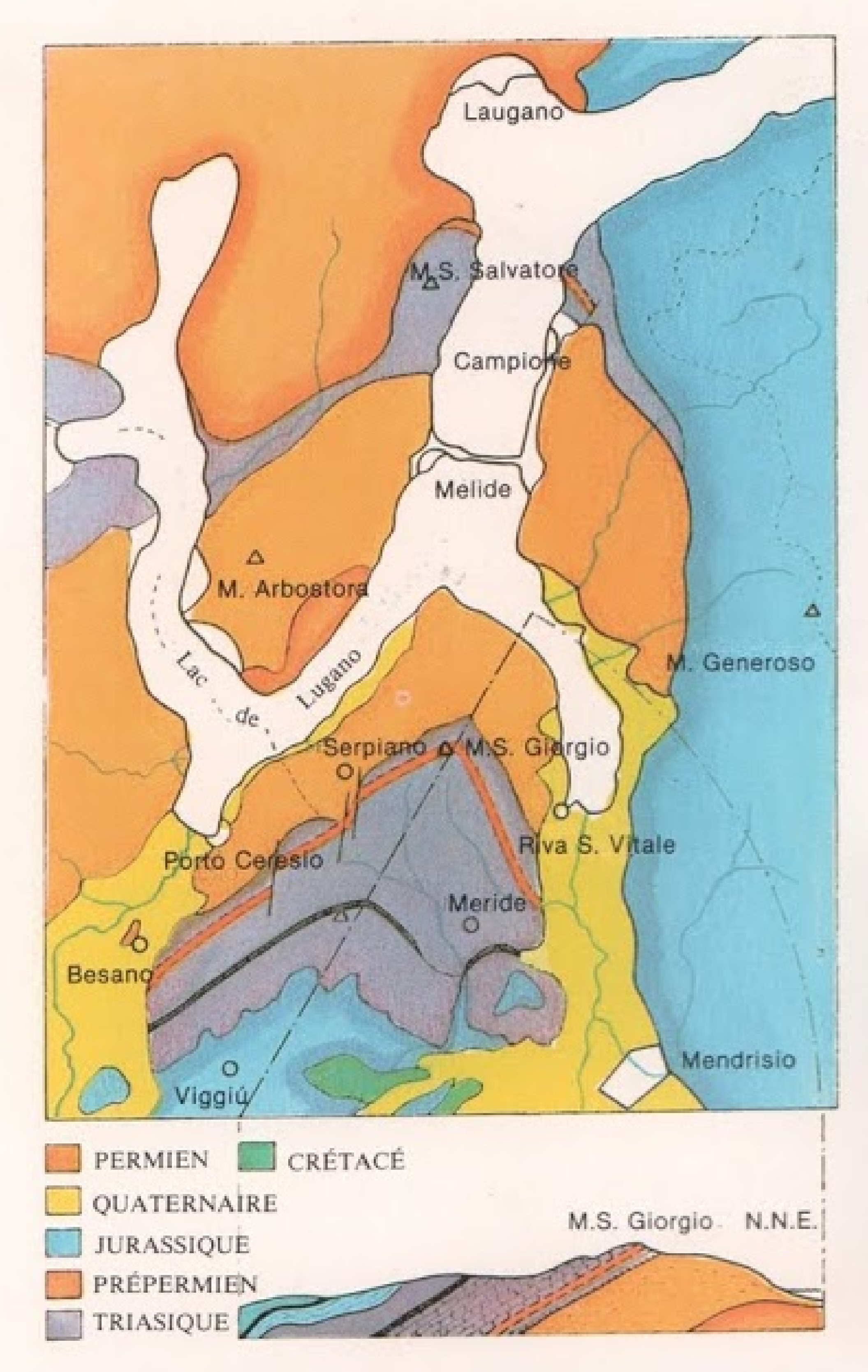
PERMIEN
CARBONIFÈRE
DÉVONIEN
CAMBRIEN
PRÉCAMBRIEN

Calcaire de Kaibab
Formation de Toroweap
Grès de Coconino
Schistes argileux de Hermit
Groupe de Supai
Calcaire de Redwall
Calcaire de Temple Butte
Calcaire de Muav
Schistes argileux de Bright Angel
Grès de Tapeats

Gneiss et schiste Vishnu
Rio Colorado

Une fracture de l'écorce terrestre
Par l'analyse des couches de l'écorce terrestre, les géologues sont en mesure de reconstituer les différentes phases de son histoire et de celle des organismes qui ont vécu dans le passé. Le Grand Canyon du Colorado offre l'un des affleurements rocheux les plus spectaculaires. On remarquera sur le dessin ci-contre la succession des strates rocheuses horizontales déposées durant l'ère paléozoïque : elles reposent sur une base de roches plus anciennes, plissées et érodées durant l'ère archéozoïque. Les strates rocheuses sont regroupées selon leurs caractéristiques et indiquées par les noms que leur ont donnés les géologues.

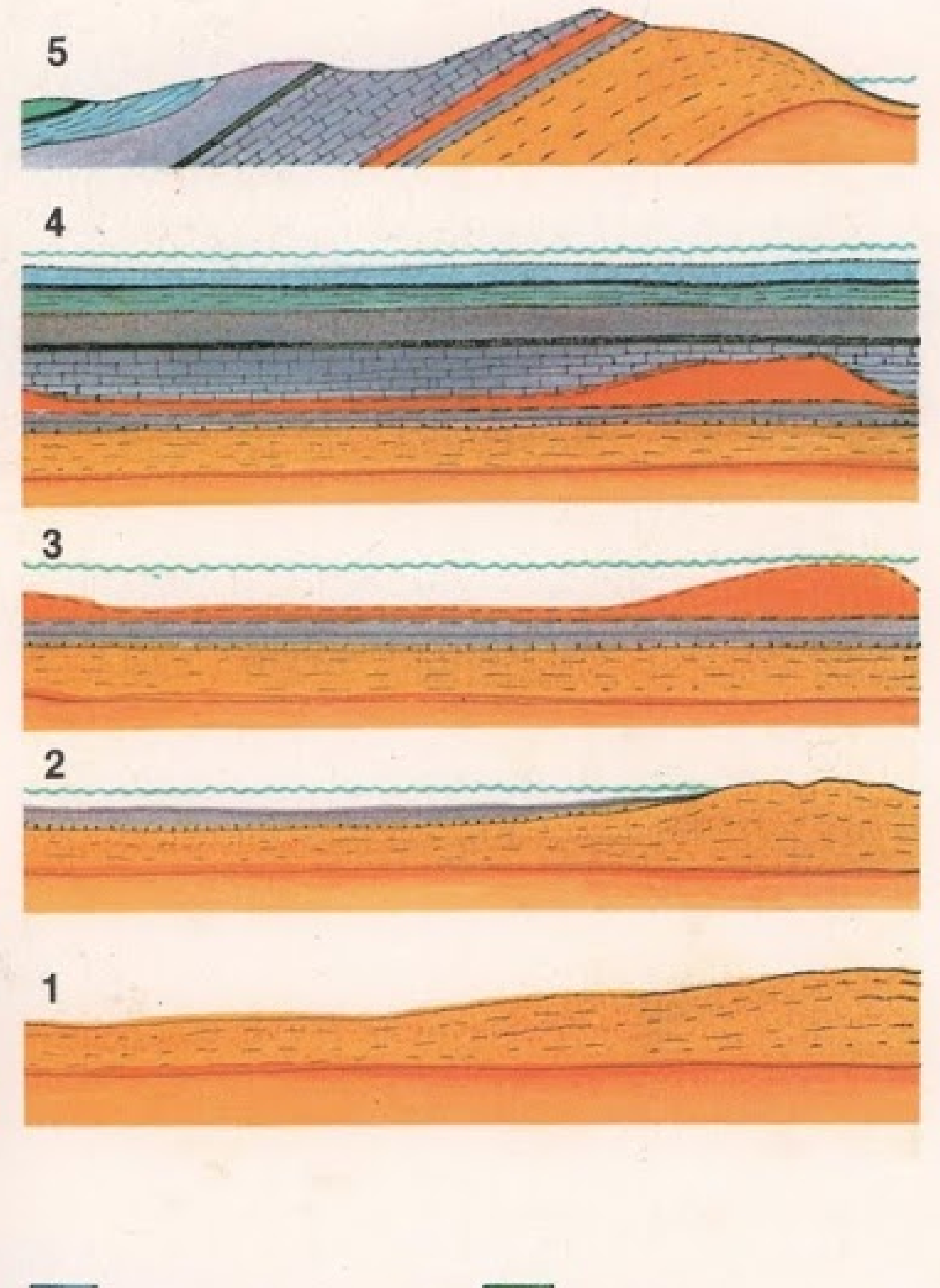


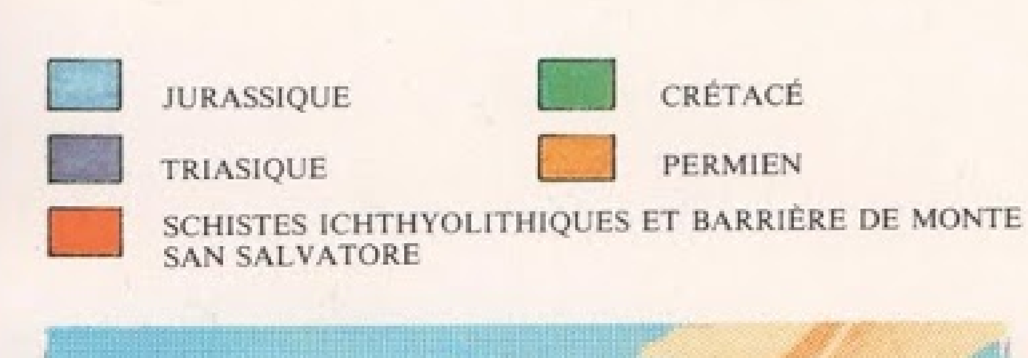


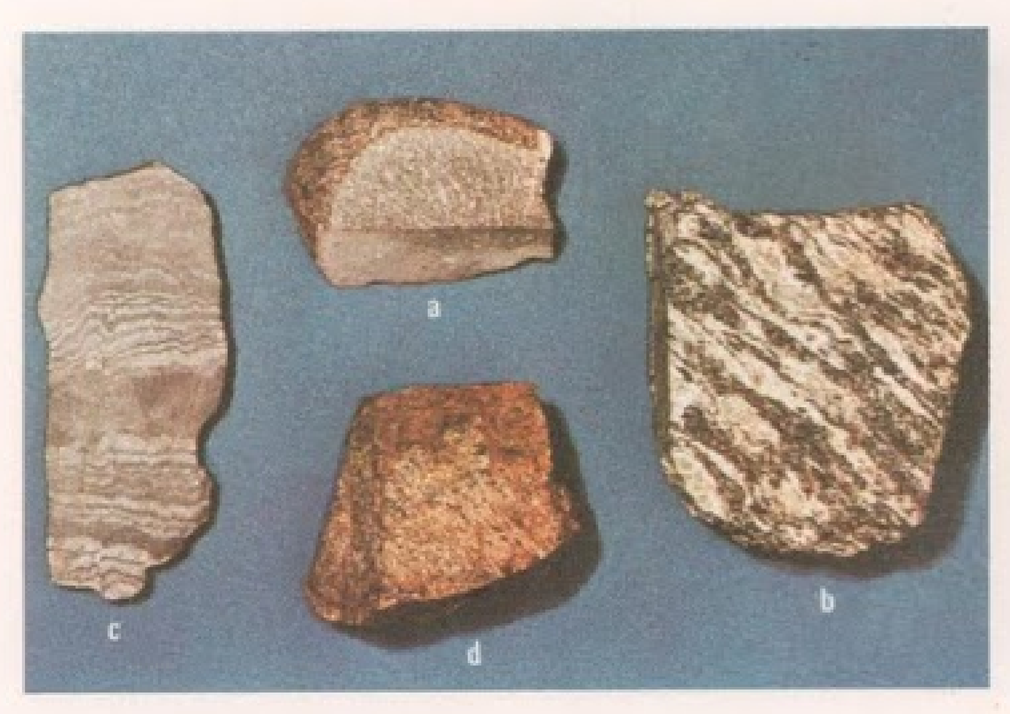
Les cartes géologiques

Le dessin de gauche montre une carte géologique très schématique de la région du lac de Lugano, à la frontière entre la Suisse et l'Italie. On y trouve un gisement fossilifère célèbre, de l'ère triasique (tracé en rouge) ; sur la carte sont reportées, avec des couleurs différentes, les diverses roches qui affleurent ou qui existent sous la couverture végétale. L'analyse de la carte géologique permet ainsi de reconstituer les phases de l'histoire de cette aire, schématisées sur le croquis de droite : sur un socle rocheux prépaléozoïque (1), des laves se sont déposées au Permien. Au début du Triasique, la mer envahit la région et commence à déposer des roches sédimentaires (2), parmi lesquelles se trouvent, à l'intérieur d'un récif, les roches fossilifères (3) ; des roches continuent à se déposer pendant toute l'ère mésozoïque (4), jusqu'à ce que la formation des Alpes les soulève, les plisse et les érode, leur donnant la forme et la position qu'elles occupent actuellement (5). Sur la photo ci-dessous, un poisson provenant du gisement de Besano-Monte San Giorgio.









La datation des roches

La datation des roches requiert l'emploi de techniques diverses selon leur âge, leur composition chimique et leur origine. La géologie utilise largement l'application des méthodes dites de datation absolue, fondées sur les isotopes radioactifs contenus dans les roches ; on peut dater avec ces méthodes les roches magmatiques, tandis que les roches sédimentaires, pour la plupart, ne sont pas datables. Pour la datation des roches très récentes, on utilise aussi d'autres méthodes ; l'une d'elles est fondée sur les « varves », fines strates de dépôts lacustres alternativement claires et sombres : chacune de ces couches représente approximativement un intervalle de temps d'une année. Sur la photographie ci-dessus, quelques-unes des roches les plus anciennes retrouvées jusqu'ici : elles ont plus de 3 500 millions d'années.

Datation d'après les fossiles

Les roches sédimentaires représentent une bonne partie des roches qui affleurent à la surface de la Terre. Puisque leur âge n'est pas mesurable avec les méthodes de datation directe, on se fonde, pour les dater, sur des méthodes indirectes telles que l'utilisation de la succession des fossiles qu'elles renferment. Un organisme est, en effet, caractérisé par une période donnée de l'histoire de la Terre ; si on le trouve dans une roche, cela indique à quelle période la roche elle-même s'est formée. Il existe des « fossiles caractéristiques », définis par une brève durée chronologique et une ample diffusion géographique : il est ainsi possible de dater grâce à eux et de rapprocher entre elles des roches, même si elles sont très éloignées. Un bon exemple est celui de l'ammonite du genre *Hildoceras* (photographie ci-dessus), qui a vécu durant le Jurassique inférieur : comme le montre la carte de droite, on la rencontre dans différentes localités d'Europe et d'Afrique du Nord, dans des roches qui ont donc le même âge.

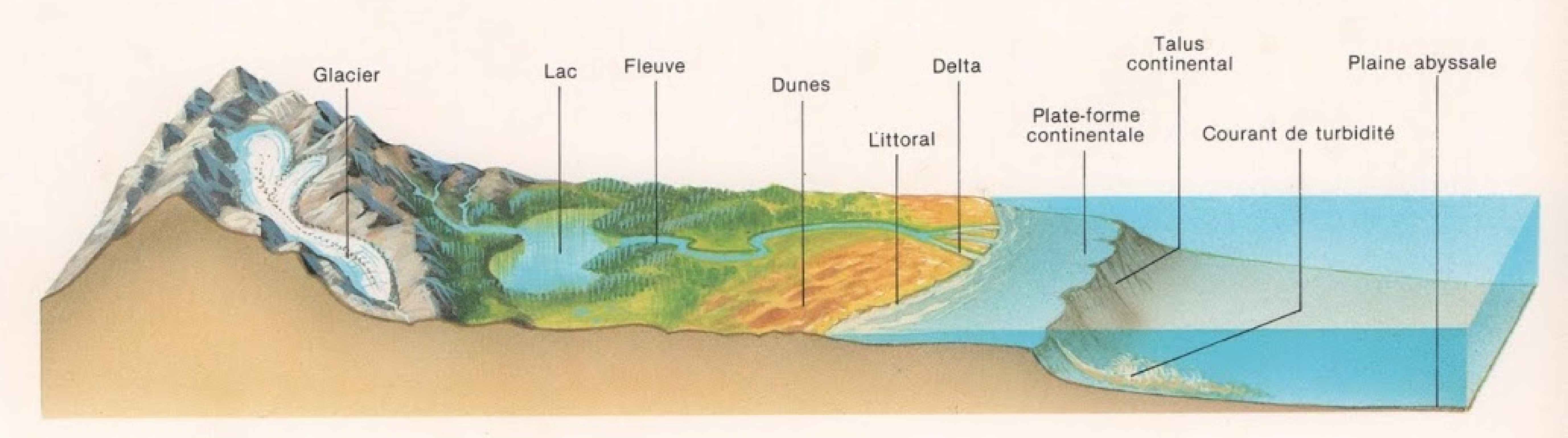
Whitby
M. Bakony
La Verpillière
A. Turati
Valence
Furlo
Tunisie

Le cycle de l'érosion

L'aspect de la morphologie terrestre se transforme de façon continue, par l'action des agents d'érosion : les montagnes commencent en fait à se désagréger dès leur formation par l'effet du gel et du dégel, par l'érosion chimique et par l'action des eaux. Les produits de la désagrégation sont ensuite transportés par les fleuves et par le vent, et se déposent dans les lacs et dans les plaines, pour arriver finalement à la mer, où ils forment des accumulations de sédiments qui donneront naissance à de nouvelles roches.

Le spectromètre

Sur la photographie de gauche est figuré un appareil spécial appelé « spectromètre de masse », utilisé pour dater des échantillons d'après l'analyse des isotopes radioactifs qu'ils contiennent. Grâce à lui, on peut mesurer les âges absolus, même des roches les plus anciennes, exprimés en millions d'années.

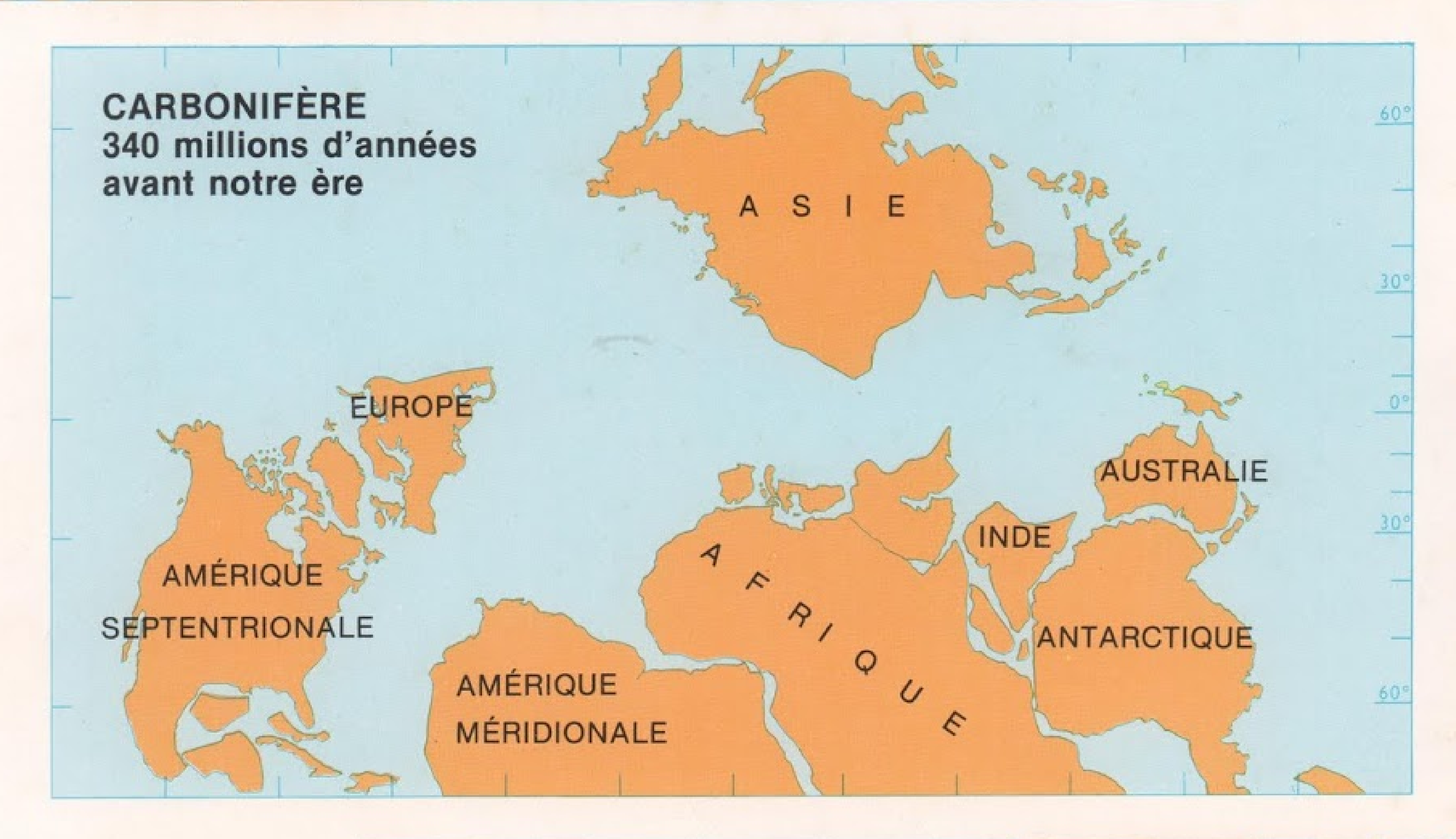


La géographie

CAMBRIEN
570 millions d'années avant notre ère

AUSTRALIE
A S I E
ANTARCTIQUE
INDE
AMÉRIQUE SEPTENTRIONALE
EUROPE
A F R I Q U E
AMÉRIQUE MÉRIDIONALE

CAMBRIEN
570 millions d'années
Au cours des ères géologiques passées, la position géographique des continents et des océans a subi de continuelles variations. Sur la carte ci-contre est reconstituée la disposition des continents durant la période cambrienne, il y a environ 570 millions d'années. Les continents n'existaient pas comme nous les connaissons, mais formaient quatre masses isolées, séparées par des mers profondes, et correspondant à l'Europe, à l'Amérique du Nord, à l'Asie et à un bloc constitué par l'union de ce qui est maintenant l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Australie, l'Antarctique et l'Inde.

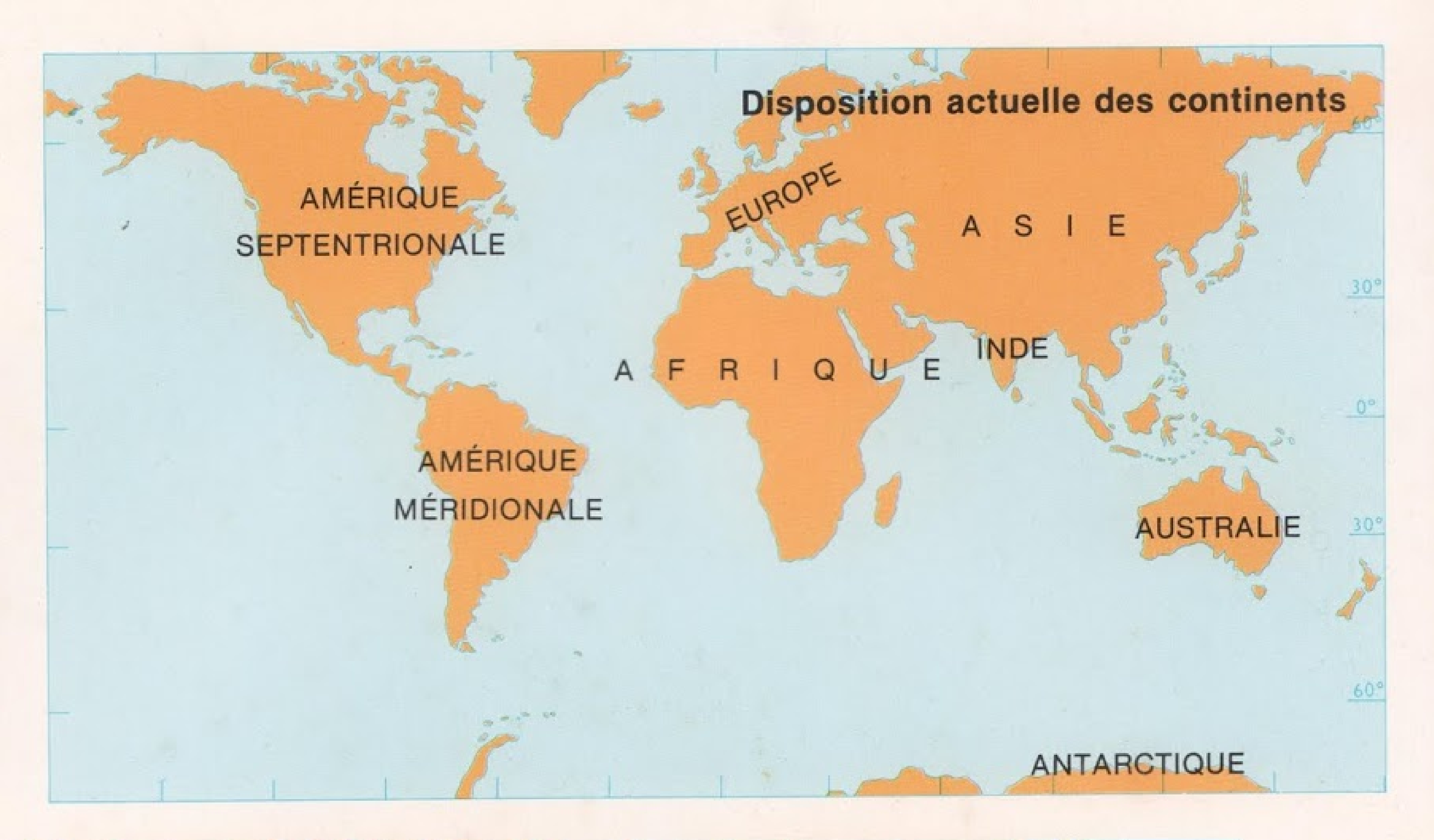


CARBONIFÈRE
340 millions d'années
Durant la période carbonifère, voici à peu près 340 millions d'années, l'Europe était unie à l'Amérique du Nord et les continents de l'hémisphère méridional formaient une seule masse séparée des autres continents, tandis que l'Asie était isolée. La soudure de l'Asie et de l'Europe amena plus tard la formation de la chaîne de l'Oural.



PERMIEN
280 millions d'années
À la période permienne, il y a approximativement 280 millions d'années, et jusqu'au début du Mésozoïque, les continents étaient réunis en une masse unique, formant ainsi une sorte de « supercontinent » appelé *Pangea*. Ce grand continent était entaillé à l'est par un golfe océanique baptisé *Thétis*.

du passé



Disposition actuelle des continents
La disposition actuelle des continents dérive fondamentalement des événements survenus au cours de l'ère tertiaire. Le mouvement du bloc africain vers le nord et celui de l'Inde vers le nord-est, et leur soudure au bloc eurasiatique, ont donné lieu à ces plissements spectaculaires qui ont déterminé la formation des Alpes et de l'Himalaya. Dans le même temps, l'Australie elle aussi s'est déplacée vers le nord, pivotant sur elle-même jusqu'à occuper la position actuelle. L'océan Atlantique tend encore aujourd'hui à s'élargir, cependant que l'océan Pacifique tend lui, au contraire, à se rétrécir, à cause de l'avancée des deux Amériques et des deux arcs insulaires asiatiques.

ÉOCÈNE
50 millions d'années avant notre ère

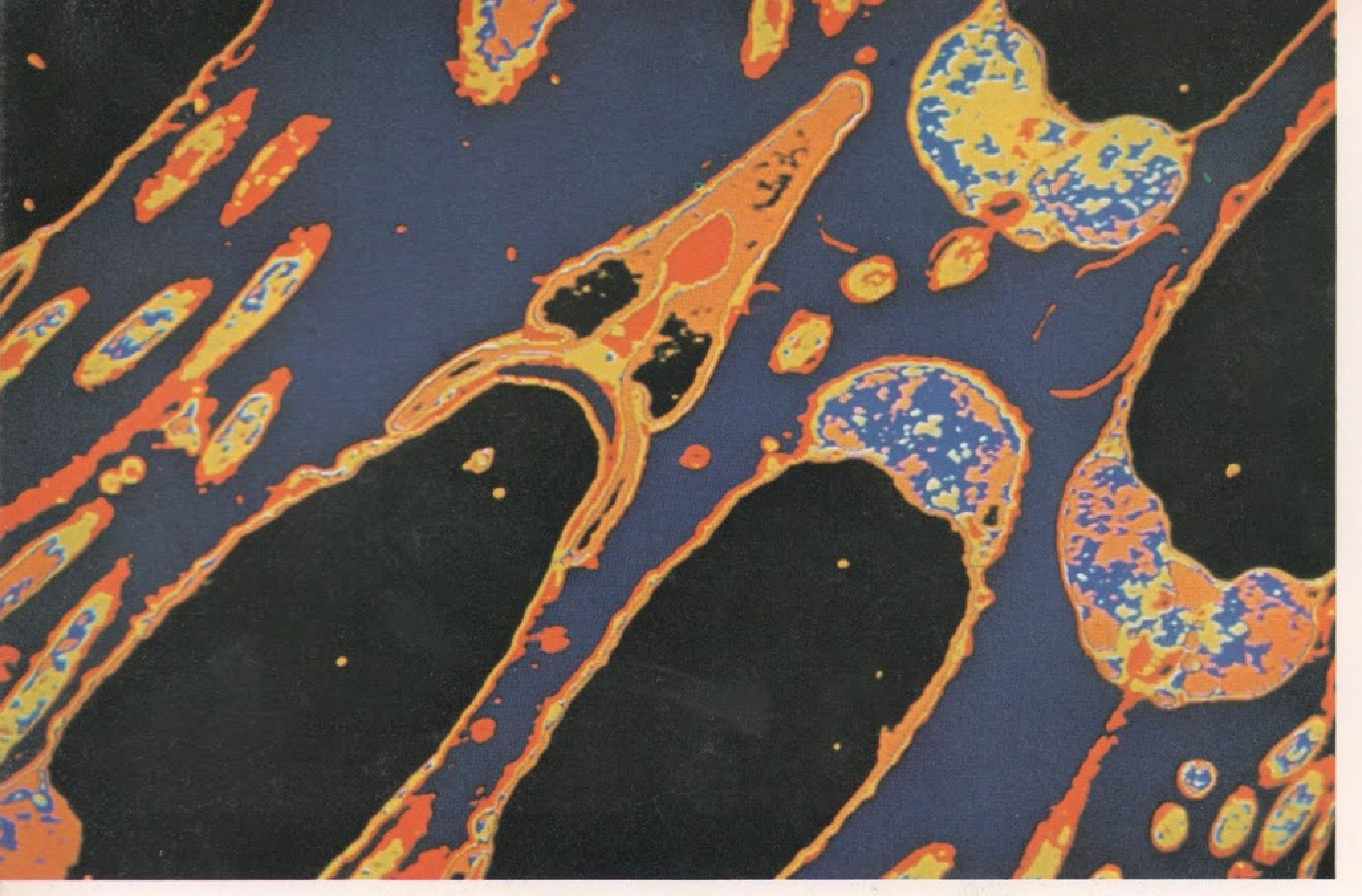
AMÉRIQUE SEPTENTRIONALE
EUROPE
ASIE
AFRIQUE
INDE
AMÉRIQUE MÉRIDIONALE
AUSTRALIE
ANTARCTIQUE

ÉOCÈNE
50 millions d'années
Au cours de l'Éocène, il y a environ 50 millions d'années, après la dislocation du continent unique advenue au Mésozoïque, qui a entraîné l'ouverture de l'océan Atlantique, la disposition des continents est presque semblable à ce qu'elle est aujourd'hui : toutefois, l'Antarctique est encore unie à l'Australie, tandis que l'Inde n'est pas encore venue au contact du continent eurasiatique.

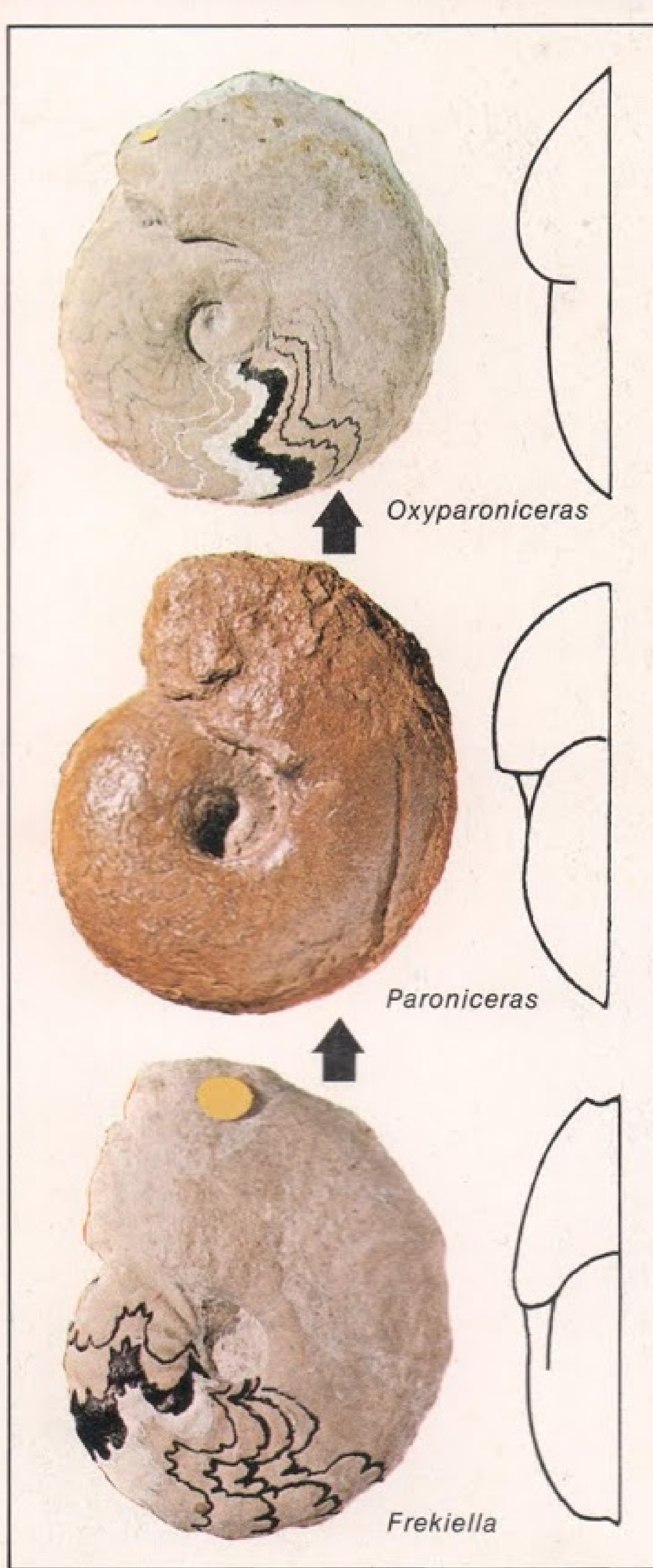
JURASSIQUE
195 millions d'années avant notre ère

AMÉRIQUE SEPTENTRIONALE
ASIE
EUROPE
AFRIQUE
AMÉRIQUE MÉRIDIONALE
INDE
AUSTRALIE
ANTARCTIQUE

JURASSIQUE
195 millions d'années
Déjà au début de l'ère mésozoïque, voici à peu près 220 millions d'années, le continent unique, ou *Pangea*, commença à se disloquer. Ainsi se dessinèrent deux blocs continentaux principaux : l'un au nord, ou Laurasie, constitué par l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie ; l'autre au sud, ou Gondwana, formé de l'Amérique du Sud, de l'Afrique, de l'Inde, de l'Antarctique et de l'Australie. L'Afrique et l'Amérique du Sud commencèrent dès le Triasique à se séparer des autres blocs continentaux du Gondwana, tandis que, durant le Jurassique, l'océan Atlantique commençait à s'ouvrir.



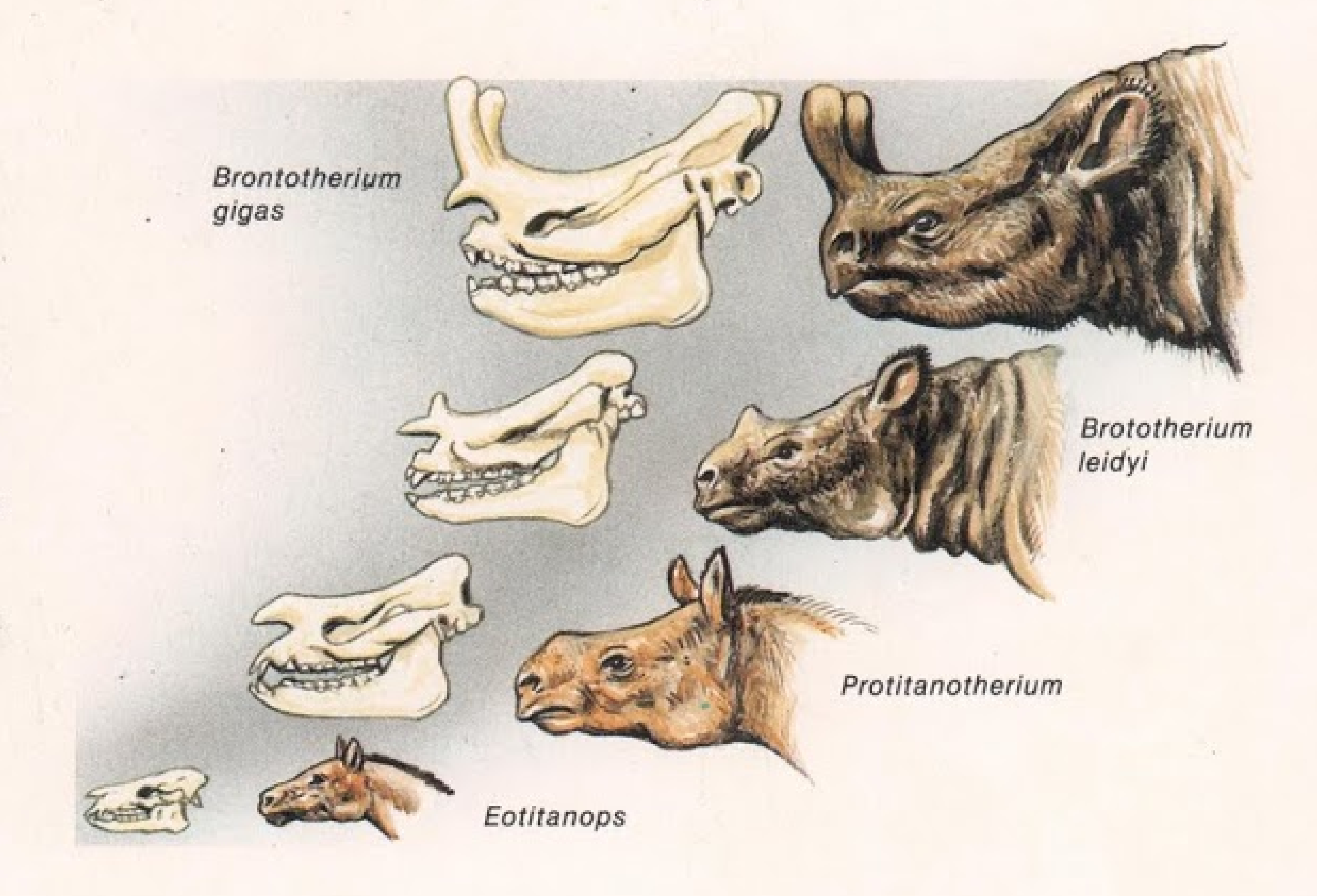
L'ADN
Les études de biologie moléculaire ont apporté une importante confirmation à la théorie de l'évolution : elles ont permis d'établir que les caractères héréditaires des individus sont contrôlés par les gènes et que la structure moléculaire du matériel héréditaire est constituée par l'ADN, ou acide désoxyribonucléique. L'ADN, contenu dans le noyau des cellules, est composé de deux filaments qui s'enroulent l'un autour de l'autre et sont formés de la succession de quatre petites molécules : chaque gène comprend un segment d'ADN. Les modifications dans la structure des gènes ou dans la structure des chromosomes, sur lesquels sont localisés les gènes, sont appelées mutations. Elles ne sont généralement pas manifestes, et seules quelques-unes provoquent des variations visibles. À gauche, section d'un spermatozoïde primitif.

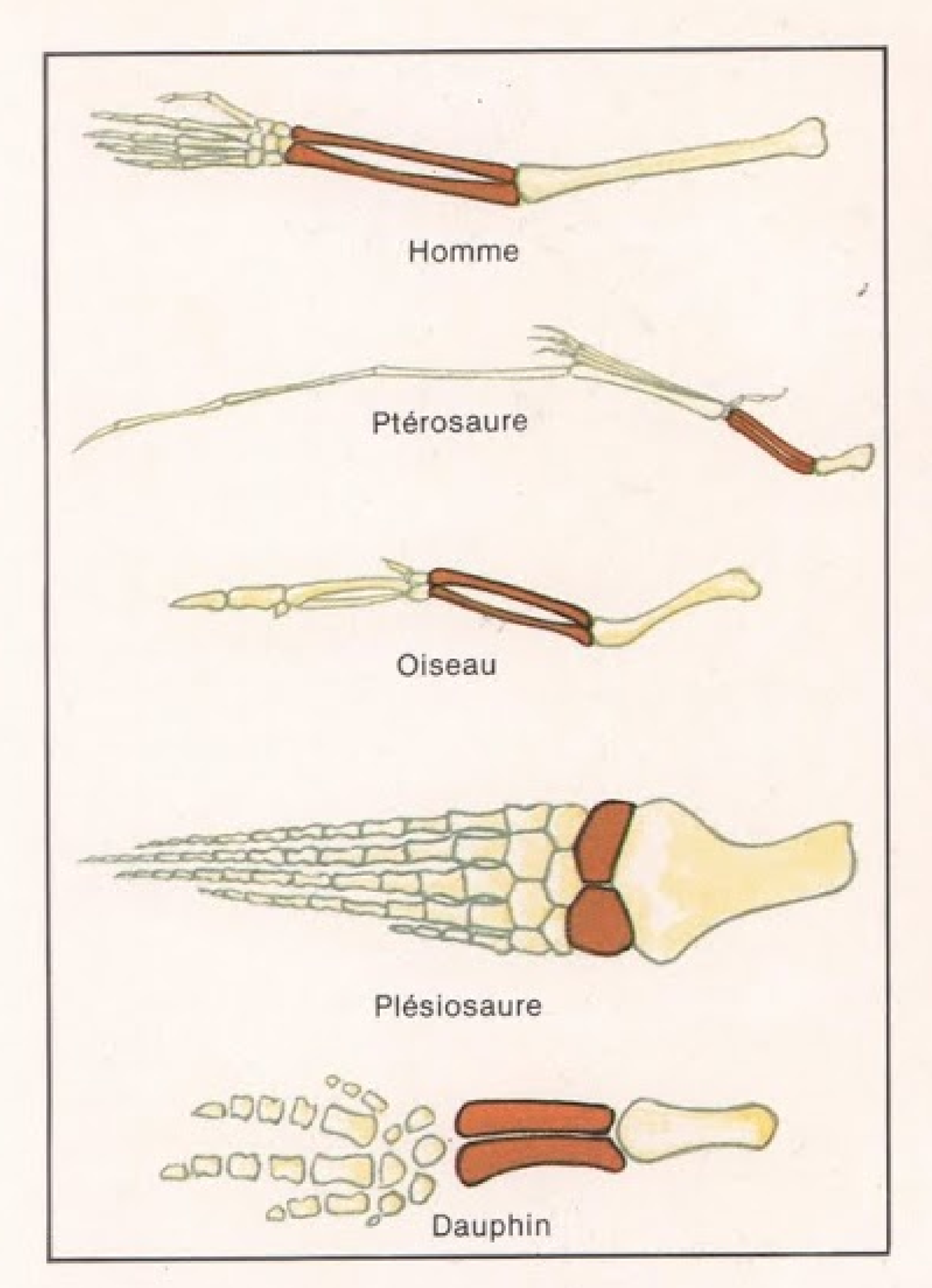


L'évolution

La théorie de l'évolution par la sélection naturelle est due, comme chacun le sait, à Charles Darwin. De l'étude des divers aspects des êtres qui peuplent notre planète et d'après l'observation des faunes fossiles, Darwin déduisit que les espèces animales ne sont pas des entités fixes et immuables, mais changent avec le temps, engendrant des formes différentes. Il remarqua également que le milieu ambiant, avec ses caractéristiques physiques et organiques, exerce une sélection qui favorise la survivance des formes qui s'adaptent le mieux. D'autres avant Darwin, comme le Français Lamarck, avaient observé l'évolution subie par les formes vivantes à travers le temps, mais aucun n'avait réussi à élaborer, pour expliquer ces transformations du monde vivant, une théorie aussi rigoureuse que celle de Darwin. La théorie de l'évolution marqua une étape fondamentale dans les sciences biologiques, puisqu'elle donna le départ d'une longue série d'études consacrées à découvrir soit les liens existants entre les êtres vivants et ceux qui ont vécu dans le passé, soit les mécanismes qui permettent les mutations à l'intérieur des espèces, ainsi que les modalités d'action de la sélection naturelle. Une grande contribution à la théorie évolutionniste fut apportée par la découverte des lois de Mendel sur l'hérédité des caractères et par le développement consécutif de la génétique.

Les fossiles et l'évolution
Les fossiles fournissent un excellent témoignage de l'évolution : sur l'illustration de gauche sont visibles les formes successives engendrées par l'évolution d'un groupe d'ammonites du Jurassique inférieur. À partir du genre *Frekiella* s'est développé le genre *Paroniceras,* qui a donné naissance au genre *Oxyparoniceras.*
Le dessin de droite reconstitue l'évolution du crâne des titanothères, mammifères ayant vécu au Cénozoïque.

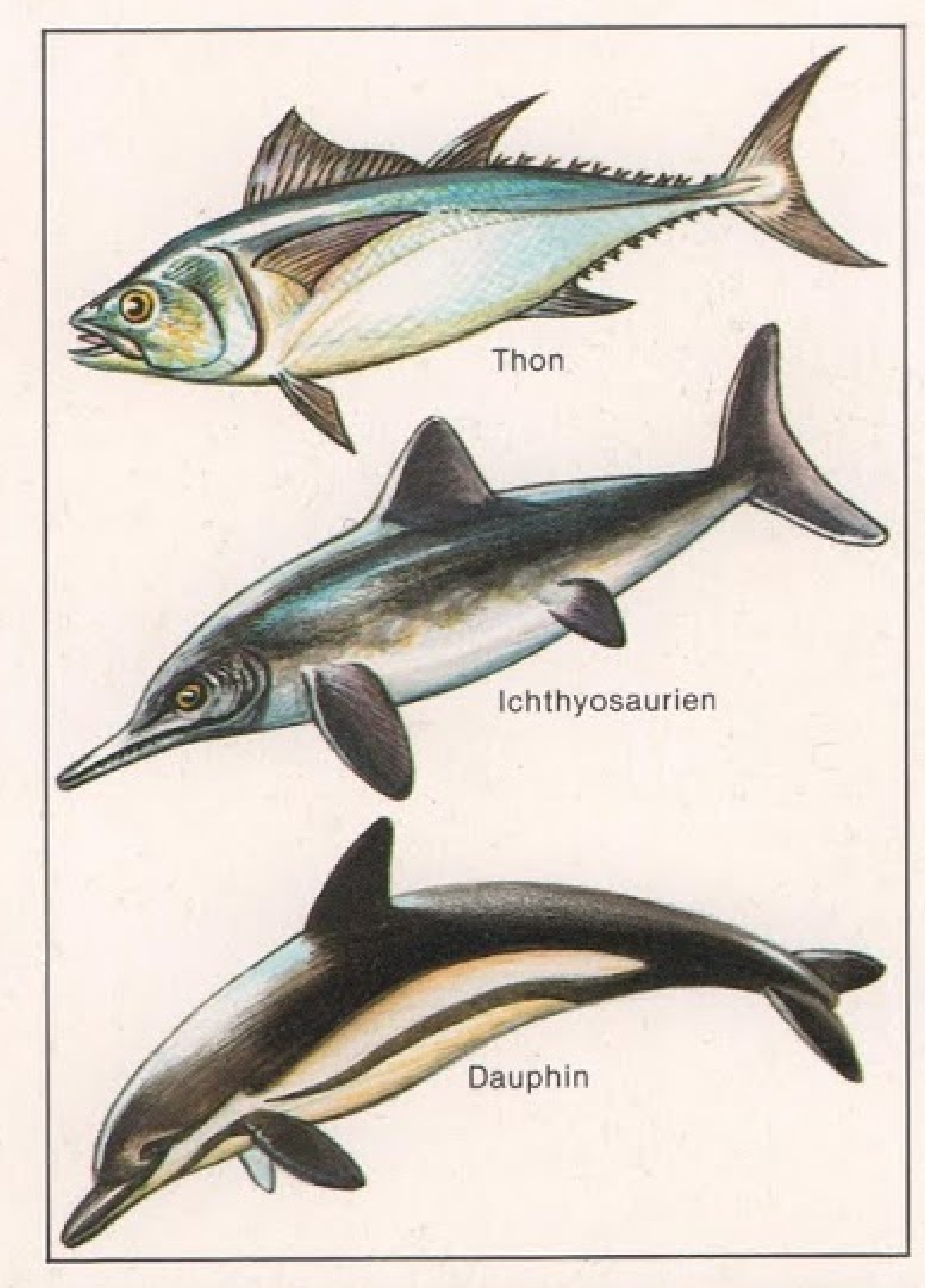




Modifications des membres et convergence évolutive

Le dessin de gauche représente schématiquement les modifications des os des membres supérieurs survenues dans divers groupes d'animaux par adaptation au milieu ambiant. De bas en haut, on voit comment, chez le dauphin, les os de l'« avant-bras », radius et cubitus, sont peu différenciés et robustes, cependant que la « main » a des phalanges peu développées. La différence est due au fait que les dauphins, contrairement aux plésiosaures, utilisent leurs membres antérieurs seulement comme gouvernail, alors que la force de propulsion est donnée par la queue. La disposition différente des mêmes os chez un oiseau et chez un ptérosaure apparaît aussi évidente si l'on pense que les oiseaux ont besoin d'un membre robuste pour se maintenir en vol, tandis que les ptérosaures se contentaient de planer en se laissant tomber d'un rocher ou d'une branche. Le bras de l'homme, enfin, apparaît comme le moins spécialisé, mais cette moindre spécialisation lui permet justement la plus grande diversité d'emplois. Chez le plésiosaure, au contraire, on note l'importante réduction du radius et du cubitus et l'hypertrophie des phalanges qui donnait à ce reptile marin la possibilité d'utiliser sa « main » comme une pagaie.

À droite sont illustrés trois groupes d'animaux : phylogénétiquement, ils sont très éloignés les uns des autres, mais, occupant la même niche écologique, ils ont acquis des formes similaires par un phénomène de convergence évolutive : le dauphin est un mammifère marin, l'ichthyosaure un reptile marin, le thon un poisson téléostéen.





Darwin

Charles Darwin naquit en 1809 en Angleterre et mourut en 1882. Il fit ses études d'abord à Edimbourg puis à Cambridge, où il connut quelques-uns des plus grands naturalistes du temps, parmi lesquels le célèbre géologue Lyell, qui eut sur lui une grande influence.



Le voyage de « Beagle »

Après avoir terminé se études, Darwin s'embarqua en 1831 sur le *Beagle,* un brick équipé pour les recherches scientifiques, à bord duquel il participa à un voyage de cinq ans autour du monde. À la fin de ce périple, il avait rassemblé une masse énorme de matériaux et d'observations qui lui permirent ensuite d'élaborer la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Parmi les nombreux sites qu'il visita, un en particulier lui fournit l'occasion d'observations intéressantes : l'archipel des Galapagos. Ces îles sont en effet peuplées d'espèces animales qui présentent de nombreuses variantes, chacune d'entre elles étant typique d'une seule île, comme dans le cas des iguanes (photographie à droite); ce fait contribua à faire naître l'hypothèse que ces variantes sont dues à une évolution séparée de différentes populations animales dérivant d'une même souche, par suite de l'isolement.



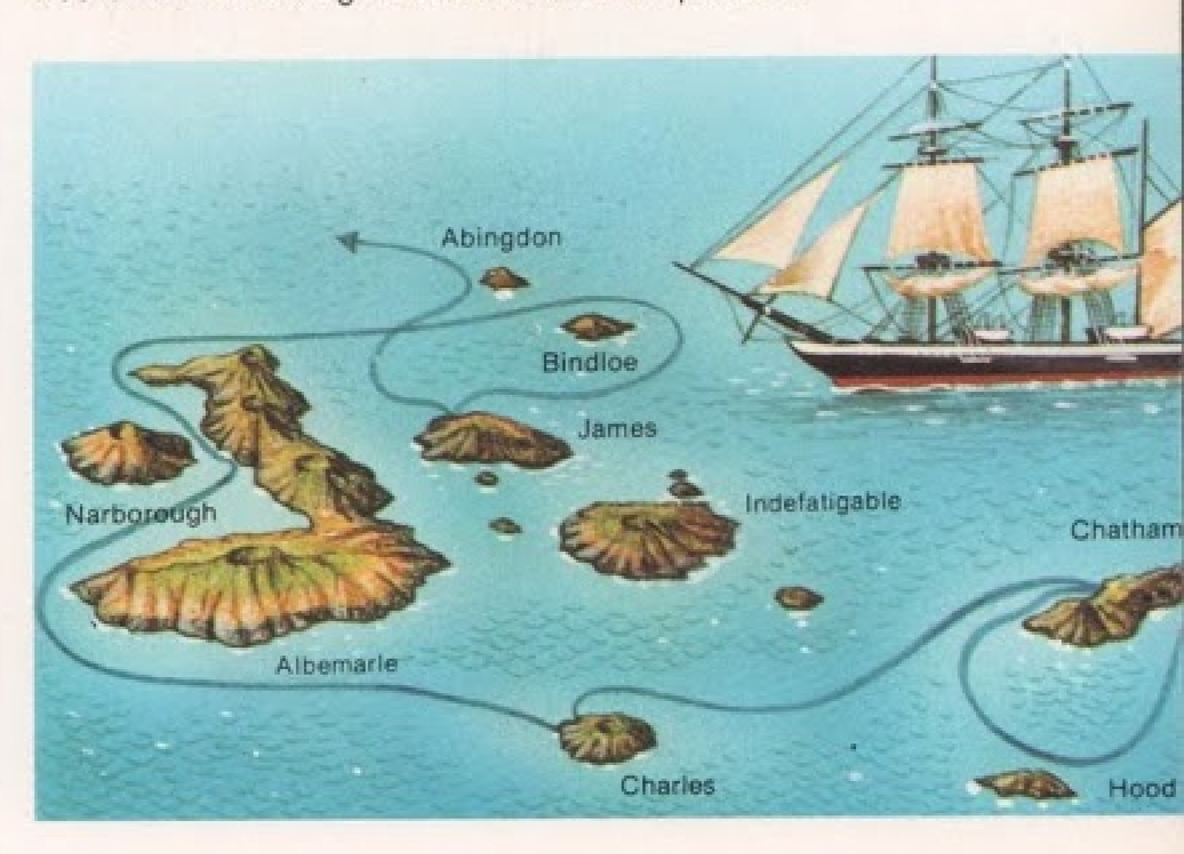


Les pinsons de Darwin

Darwin observa aux Galapagos un autre groupe d'animaux, celui des pinsons (dessin de gauche) : il remarqua que chaque île était habitée par une espèce de pinson, toutes étant dérivées d'une souche commune, mais que dans le milieu propre à chaque île s'étaient développées des variantes diverses adaptées à la niche écologique occupée. Certaines étaient, en effet, insectivores, d'autres avaient acquis un bec robuste adapté à un régime à base de graines.

Les Galapagos

Ci-dessous, l'itinéraire de Darwin dans les Galapagos, îles situées au large de la côte de l'Équateur.



Les processus de fossilisation

Par processus de fossilisation, il faut entendre les processus physico-chimiques appliqués aux restes d'animaux ou de plantes, qui les ont conservés jusqu'à nos jours. Prenons par exemple un mollusque doté d'une coquille externe comme les gastéropodes : à sa mort, les parties molles qui formaient son corps seront attaquées par des organismes nécrophages et seule restera la coquille. Celle-ci, sur le fond de la mer, sera recouverte par des sédiments, puis subira, de la part des eaux contenues dans ces sédiments, certains traitements : elle pourra alors être dissoute ou subir le processus de fossilisation. En tout état de cause, la fossilisation est un événement tout à fait exceptionnel, qui advient seulement dans des conditions particulières.

Les processus de fossilisation les plus importants sont : l'imprégnation, la conservation intégrale et la substitution ou minéralisation.

FOSSILISATION PAR IMPRÉGNATION

Ce processus peut advenir pour les vertébrés dont les os, de structure réticulaire, sont composés de phosphate de calcium et dont le tissu organique se trouve à l'intérieur des espaces vides. Prenons le cas d'un mammifère qui meurt à proximité d'un lac ou sur une plage : son corps, transporté dans l'eau, sera entraîné vers le large par les courants, puis se déposera sur un fond. Là, les os spongieux pourront subir le processus d'imprégnation : les sels dissous dans les sédiments aqueux satureront les pores, fossilisant ainsi la structure osseuse. Ce mécanisme a lieu habituellement en mer, mais il se produit aussi fréquemment dans le lit des fleuves ou dans les lacs.

FOSSILISATION INTÉGRALE

Le processus de fossilisation par conservation intégrale est chose bien plus rare. Il se produit, par exemple, dans les cavernes complètement obstruées par un effondrement soudain : les animaux pris au piège ne seront pas attaqués par des prédateurs ni même, à cause du manque d'oxygène, par des organismes qui les feraient pourrir ; ils subiront de fait un processus comparable à la momification. Un autre aspect de la fossilisation intégrale est dû à l'ambre : celui-ci n'est, en effet, rien d'autre que de la résine produite naturellement par les arbres, qui, coulant le long du tronc, a enrobé les insectes qu'elle rencontrait. La conservation dans l'ambre est particulièrement intéressante, parce que les structures des insectes, même les plus infimes, y ont été conservées. Dernière possibilité de conservation intégrale, très rare : la

Deux aspects caractéristiques de la fossilisation : à gauche, un insecte conservé dans de l'ambre de la Baltique (Oligocène) ; ci-dessous, crâne d'*Ursus spelaeus* du Quaternaire trouvé dans la vallée du Pô.







conservation par les glaces. Ainsi, en retrouvant des mammouths congelés dans les glaces de Sibérie, on a pu savoir que ces habitants de l'Europe avaient une épaisse fourrure lors des phases froides du Quaternaire : ce fait a été découvert uniquement grâce au mécanisme de conservation intégrale.

FOSSILISATION PAR SUBSTITUTION

Le processus de substitution se produit surtout pour les éléments squelettiques des animaux. Ceux-ci sont composés, le plus souvent, de calcite ou d'aragonite, plus rarement de silice. Une coquille de calcite sera beaucoup moins propice à la fossilisation qu'une coquille d'aragonite : la calcite est beaucoup plus stable que l'aragonite par rapport au sédiment. Ainsi, on peut observer des fossiles calcifiés qui possédaient à l'origine une coquille d'aragonite : dans une section mince observée au microscope, les cristaux de calcite qui se sont substitués aux cristaux d'aragonite seront aperçus disposés en ordre différent de ceux qui constituaient la coquille originale.

L'abondance de magnésium dans les eaux marines provoque la formation de fossiles de dolomie, de même que la présence de sulfures sur le fond produit des fossiles de pyrite. On peut donc affirmer que le mode de fossilisation dépend du « sel » présent dans le sédiment, sel qui remplacera ou enrobera en les amplifiant les infimes cristaux qui composent les structures squelettiques des invertébrés, des vertébrés ou des végétaux.

Sur l'illustration ci-dessus, un exemple d'ammonite fossilisée en limonite, fossile assez rare mais authentique ; ci-dessous, une merveilleuse ammonite sectionnée, à l'intérieur de laquelle les eaux filtrant à travers le sédiment ont déposé de magnifiques cristaux de calcite.

Ce disque ci-dessous, de la couleur du soleil, est un calice de corail fossilisé dans la silice : on peut encore y remarquer les structures originelles.



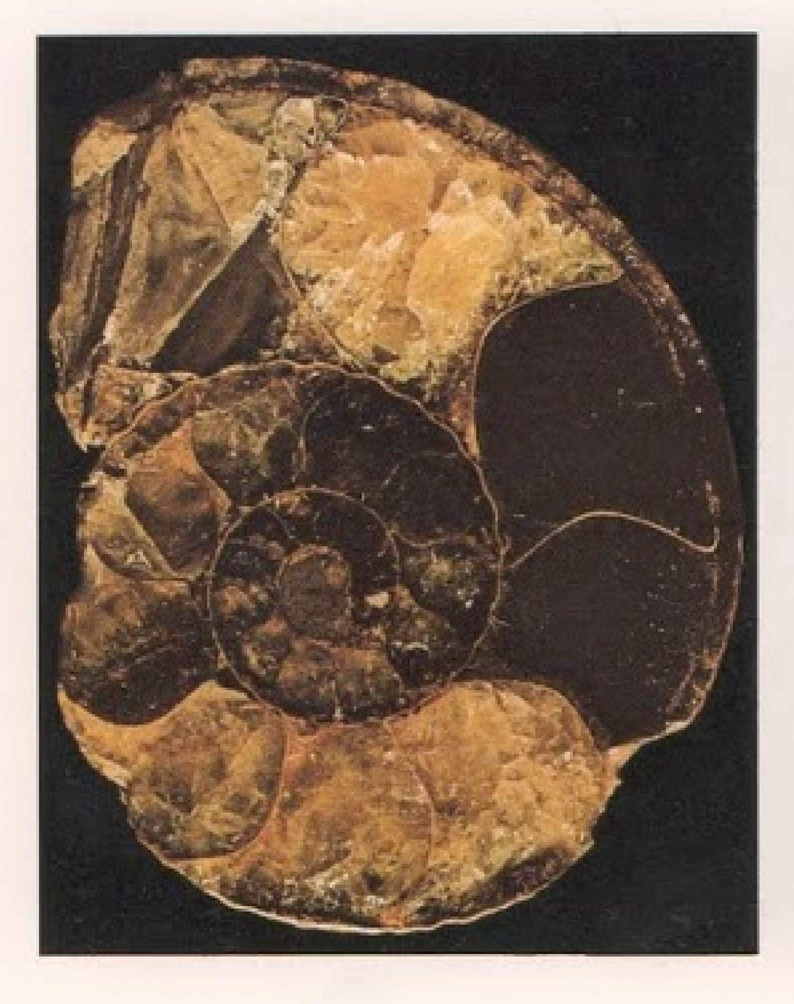




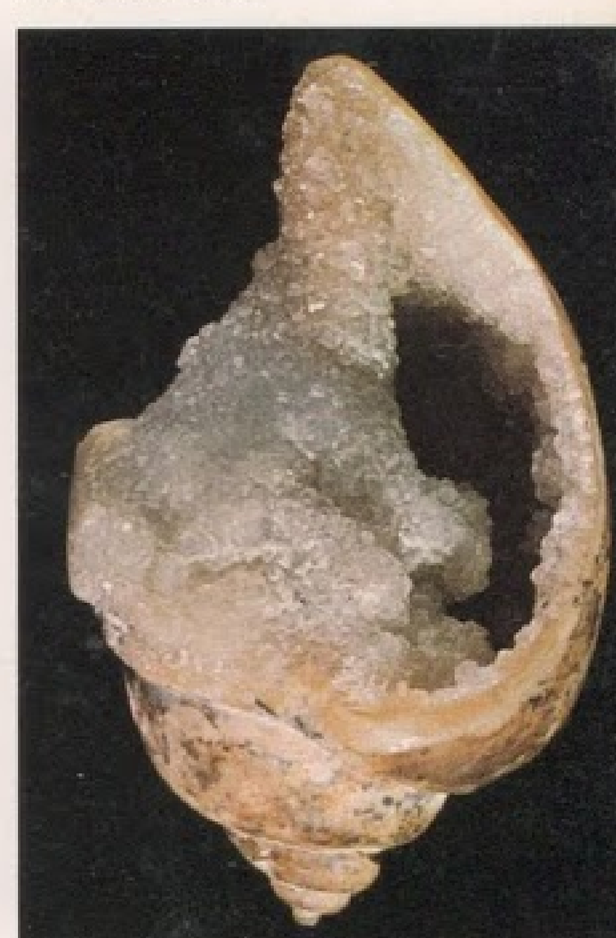
Sur l'illustration en haut à gauche, une bélemnite, mollusque céphalopode disparu, fossilisé dans de la vivianite. Sur la photographie ci-dessus, un groupe représentatif de feuilles fossilisées dans du talc. Les deux types de fossilisation sont assez rares.

Un échinoderme, fossile australien, communément appelé hérisson de mer, fossilisé dans de l'azurite.

Ci-dessus, deux ammonites avec leurs coquilles originales. Ci-dessous, un gastéropode à l'intérieur duquel se sont formés des cristaux de calcédoine.







Les grands gisements

ÈRE ARCHÉOZOIQUE
Swaziland *(Afrique du Sud)* Microfossiles d'environ 3 milliards d'années.
Ediacara *(Sud de l'Australie)* Premiers restes d'organismes visibles à l'œil nu : méduses, vers et animaux encore inconnus.

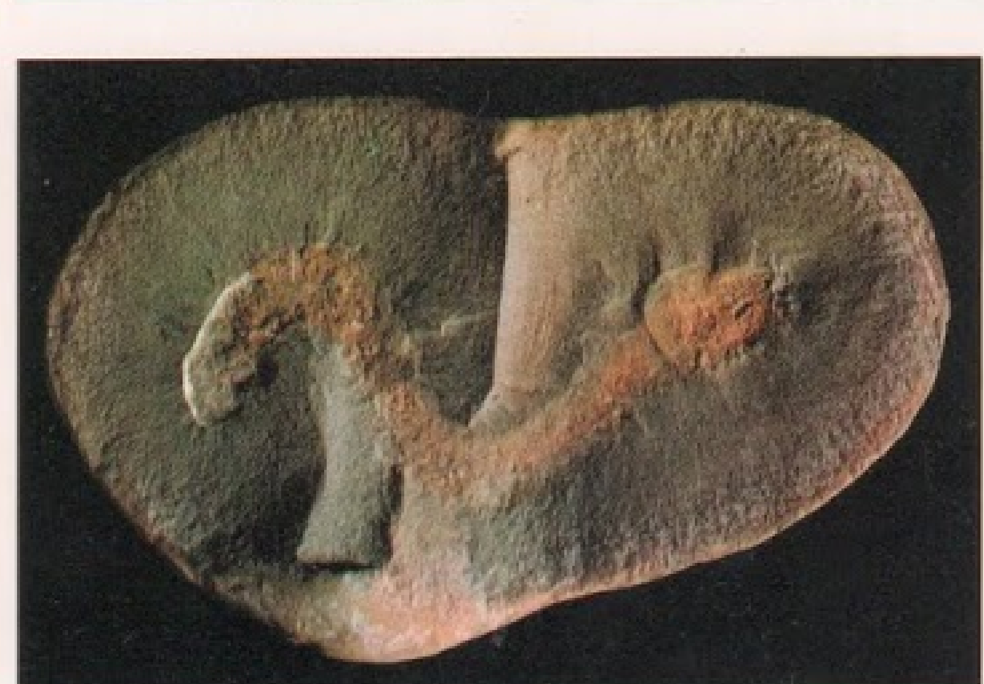
ÈRE PALÉOZOIQUE
Burgess *(Canada)* Schistes argileux avec des trilobites et des arthropodes, ainsi que des organismes à corps mou (annélides, onychophores, priapuliens) et des organismes encore inconnus (Cambrien).
Bohême *(Tchécoslovaquie)* Gisements avec de nombreux trilobites (Cambrien).
Bundenbach *(Silésie)* Schistes noirs avec des échinodermes, des trilobites, des graptolithes, des éponges et des méduses (Ordovicien).
Dudley *(Grande-Bretagne)* Calcaires avec de nombreux restes d'invertébrés (Silurien).
Écosse *(Grande-Bretagne)* Gisements avec des poissons cuirassés et des poissons crossoptérygiens (Dévonien).
Scaumenac Bay *(Groenland)* Gisements avec des poissons cuirassés et des amphibiens primitifs, dont l'ichthyosaure (Dévonien).
Mazon Creek *(USA)* On y trouve, dans des nodules de sidérite, des végétaux, des poissons, des crustacés et des invertébrés sans partie dure : annélides, priapuliens, méduses, etc. (Carbonifère).
Kilkenny *(Irlande)* Dépôts de type continental, avec des restes abondants de végétaux et d'animaux vivant dans les grandes forêts (Carbonifère).
Autun *(France)* Gisements à amphibiens, parmi lesquels des branchiosaures (Permien).
Itararé *(Brésil)* Gisements avec de nombreux restes de reptiles mésosauriens (Permien).
Sosio *(Sicile)* Dépôts marins avec des céphalopodes et autres invertébrés (Permien).
Karroo *(Afrique du Sud)* Dans le désert du Karroo, gisements riches en faune tétrapode, particulièrement en reptiles mammaliens (Permien).

ÈRE MÉSOZOIQUE
Besano-Monte San Giorgio *(Italie - Suisse)* Schistes bitumineux, avec des restes de nombreux reptiles terrestres et marins, d'invertébrés (céphalopodes et lamellibranches) et de végétaux (Triasique).
Elgin *(Écosse)* Riche gisement à vertébrés aquatiques. Faune de reptiles du Triasique moyen.
Ischigualasto *(Argentine)* Gisement avec une abondante faune de reptiles (Triasique).
Holzmaden *(Allemagne)* Marnes très riches en reptiles marins, parmi lesquels de grands ichthyosaures, des crocodiles, des plésiosaures. Parmi les invertébrés, des ammonites et d'énormes crinoïdes (Jurassique).
Lyme Regis *(Grande-Bretagne)* Nombreux reptiles, parmi lesquels plésiosaures et ichthyosaures, poissons et invertébrés (Jurassique).
Osteno *(Italie)* Calcaires avec des végétaux, des poissons et de nombreux invertébrés avec et sans parties dures : crustacés, céphalopodes, annélides (Jurassique).
Yorkshire *(Grande-Bretagne)* Les récifs de la mer du Nord sont célèbres pour leur faune abondante et riche en ammonites et autres invertébrés (Jurassique).
La Verpillière *(France)* Site classique pour les ammonites de pyrite et de limonite (Jurassique).
Solnhofen *(Allemagne)* Dans les calcaires « lithographiques » de ce site ont été trouvés le premier oiseau ainsi que des reptiles volants et terrestres, de nombreux poissons, des invertébrés et des végétaux (Jurassique).
Wyoming *(USA)* Gisements à dinosaures, avec allosaures et camptosaures, entre autres (Jurassique).
Tendaguru *(Tanzanie)* Gisements avec une faune riche en dinosaures, parmi lesquels les dinosaures cuirassés (Jurassique).
Bernissart *(Belgique)* On y a retrouvé les restes de nombreux iguanodons tombés ensemble dans un ravin pour une raison qui nous échappe (Crétacé).
Gadoufauà *(Niger)* Les couches fossilifères, qui affleurent sur 150 kilomètres, contiennent les restes d'une centaine de dinosaures (Crétacé).
Désert de Gobi *(Mongolie)* Riche gisement de dinosaures (Crétacé).
Utah et Ontario *(USA - Canada)* Gisements avec les restes d'une centaine de dinosaures, parmi lesquels le tyrannosaure, le brontosaure, le tricératops et l'anatosaure (Crétacé).
Bahia Blanca *(Argentine)* Nombreux poissons, parmi lesquels les derniers cœlacanthes fossiles, ainsi que des insectes (Crétacé).
Hakel et Sahel Alma *(Liban)* Calcaires avec de nombreux poissons, crustacés, annélides et céphalopodes (Crétacé).
Aix-en-Provence *(France)* Gisement connu pour ses nombreux œufs de dinosaures (Crétacé).
Barrême *(France)* Calcaires avec d'abondants restes de céphalopodes, en particulier des ammonites déroulées (Crétacé).

ÈRE CÉNOZOIQUE
Fayoum *(Égypte)* Restes de nombreux mammifères, parmi lesquels les premiers siréniens, les premiers cétacés et les plus anciens proboscidiens (Éocène-Oligocène).
Monte Bolca *(Italie)* Gisement connu par l'abondance et la beauté de ses poissons fossiles. On y retrouve, en outre, des crustacés et des végétaux (Éocène).
Messel *(Allemagne)* Riche faune continentale de mammifères, d'oiseaux, de crocodiles et de poissons (Éocène).
Paris *(France)* Dans les gypses de Montmartre, nombreux restes de mammifères (dont le paléothérium) et d'oiseaux (Éocène).
Sud Dakota *(USA)* Dans les formations des Bad Lands affleurent d'abondants restes de mammifères, tels qu'oréodontes et rhinocéros, et de tortues (Oligocène).
Mer Baltique *(Danemark)* Sur les rives et les hauts-fonds de la Baltique se trouvent des résines fossiles (ambres), qui contiennent des restes d'insectes (Oligocène).
Mayence *(Allemagne)* Dans le bassin de Mayence, gisements connus pour leur faune de mammifères, parmi lesquels des rhinocéros, le *Dinotherium* et l'*Hipparion* (Oligocène-Miocène).
Virginia *(USA)* Faunes marines, avec les restes de dents de poissons, et des invertébrés marins, en particulier des mollusques (Pliocène).
Castell'Arquato *(Italie)* Argiles avec des invertébrés marins et des squelettes de cétacés (Pliocène).

ÈRE QUATERNAIRE
Rancho La Brea *(USA)* Lacs d'asphalte, dans le bitume desquels se sont accumulés des oiseaux, entre autres des vautours, et des mammifères, parmi lesquels le tigre à dents de sabre (Pléistocène).
Valdarno *(Italie)* Restes abondants de vertébrés continentaux, dont des éléphants, des rhinocéros, des hippopotames et des suidés (Pléistocène).
Madagascar Très connus, les œufs gigantesques de l'*Aepyornis*, un grand oiseau incapable de voler (Pléistocène-Holocène).
Pampas *(Argentine)* Les restes fossiles trouvés dans ces vastes plaines comprennent les squelettes du gigantesque mégathérium et les cuirasses des grands xénarthres (Pléistocène).
Sibérie Les mammouths de Sibérie constituent un cas très rare de fossilisation dans la glace (Pléistocène).



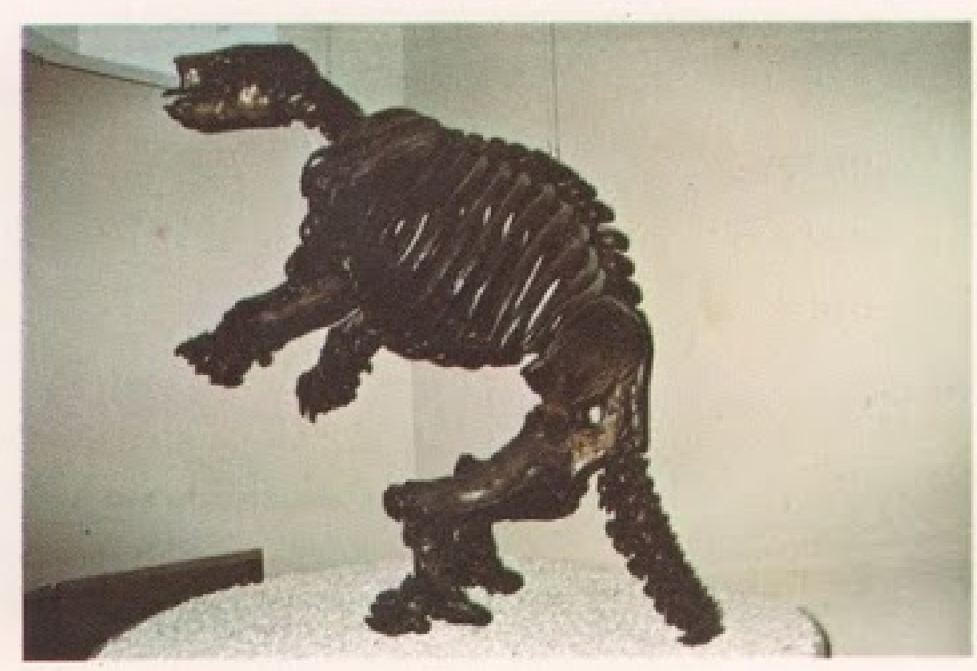


Le gisement de Mazon Creek
Dans le gisement de Mazon Creek, dans l'Illinois (USA), on rencontre les restes de nombreux organismes ayant vécu au Carbonifère supérieur dans un milieu d'eaux saumâtres. Les fossiles se trouvent dans les mines de charbon, enfermés dans des nodules de sidérite (un oxyde de fer) caractéristiques, et comportent une grande variété d'animaux. Outre les poissons et les crustacés, on y relève des vers, des méduses, des araignées et des insectes ; les végétaux ne manquent pas. Typique de ce gisement est le *Tullimonstrum*, animal de forme bizarre, que l'on ne peut rapprocher d'aucun groupe connu à ce jour.

Scaumenac Bay
Elgin
Écosse
Yorkshire
Mer Baltique
Kilkenny
Dudley
Bundenbach
Bernissart
Mayence
Messel
Bohême
Lyme Regis
Holzmaden
Solnhofen
Paris
Osteno
Bolca
Autun
Besano
C. Arquato
Barrême
La Verpillière
Valdarno
Aix-en-Provence
Sosio
Sibérie
Iakoutsk
désert de gobi
Hakel
Fayoum
Gadoufaùa
Tendaguru
Itararé
Ischigualasto
Pampas
Bahia Blanca
Swaziland
Madagascar
Karroo
Ediacara







Le gisement de Solnhofen
Solnhofen et d'autres localités d'une vallée bavaroise (Allemagne) sont devenues célèbres pour les fossiles qui y ont été trouvés dans les calcaires « lithographiques », déposés au Jurassique supérieur. À la fin du XVIIIe siècle, on connaît leurs reptiles volants, mais le fossile le plus fameux est sans doute l'*Archaeopteryx*, oiseau reptile dont on connaît cinq exemplaires et une plume isolée. Outre les reptiles (dont l'*Homeosaurus*), on y trouve des restes abondants de poissons, d'invertébrés et de végétaux.

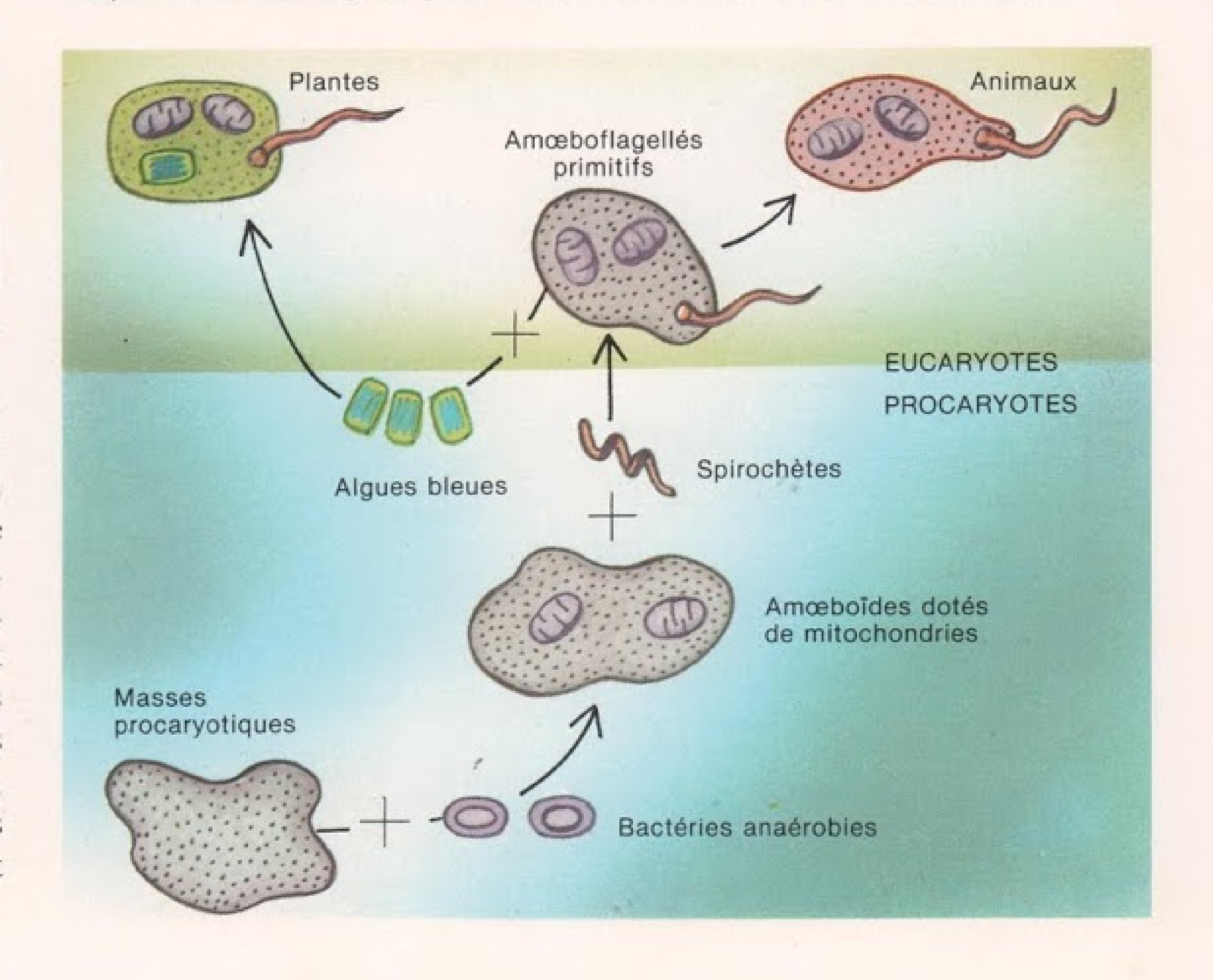
Le gisement de Bolca
Le gisement de Monte Bolca, au nord de Vérone, est, pour la variété et la beauté de ses fossiles, le plus connu du Cénozoïque. Dans ses strates calcaires, qui remontent à l'Éocène, sont en effet contenus les restes parfaitement conservés de poissons (téléostéens, squales, raies, anguilles), de crustacés, de différents invertébrés et de nombreux végétaux terrestres. L'abondance des trouvailles fossiles à Monte Bolca est probablement due à la mort de la faune marine pour cause de pollution des eaux : cette pollution paraît avoir été provoquée, dans la baie tropicale alors existante, par des éruptions volcaniques.

Le gisement de Rancho La Brea
Un piège meurtrier de la nature est à l'origine du célèbre gisement de Rancho La Brea, en Californie. Un grand nombre d'animaux s'enlisèrent et moururent dans des lacs d'asphalte visqueux, véritables gisements pétrolifères à ciel ouvert : leurs dépouilles se sont conservées dans le bitume. On y trouve en grande abondance les restes de mammifères herbivores, qui cherchèrent peut-être à échapper là aux prédateurs carnivores ; mais les restes de prédateurs y sont également nombreux, comme le *Smilodon* (le tigre aux dents de sabre) ou les vautours, qui trouvèrent la mort en poursuivant leur proie ou attirés par les charognes.

L'origine de la vie

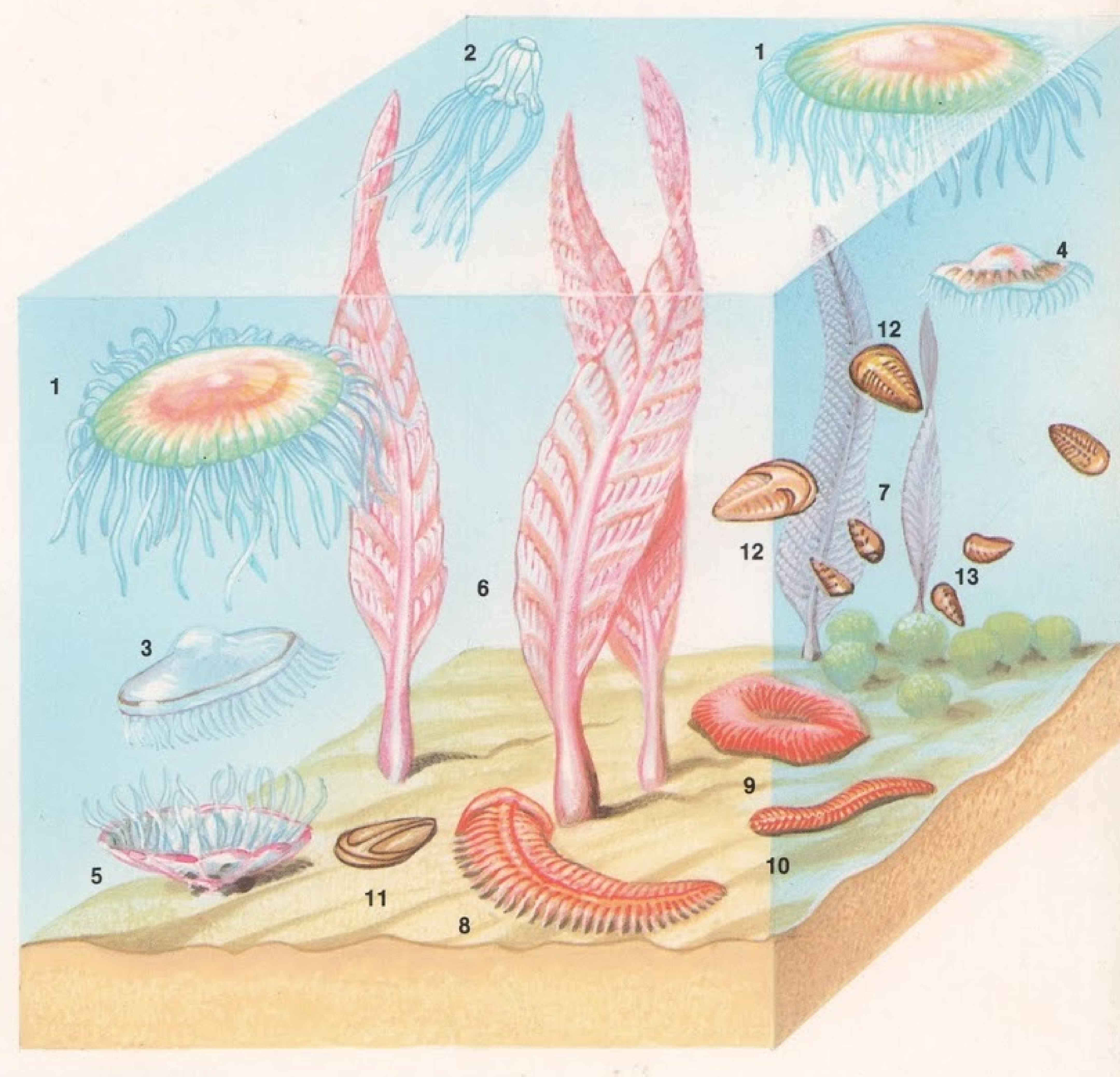
La vie sur la Terre commença il y a plus de 3 milliards d'années, et pendant longtemps elle resta aquatique. Jusqu'à 700 millions d'années avant notre ère, les organismes vivants étaient de proportions microscopiques, et l'aspect des fonds marins pouvait être celui de l'illustration ci-dessus : de minuscules bactéries et des colonies d'algues bleues microscopiques étaient les formes de vie prédominantes. La photographie montre les restes de l'un des premiers organismes visibles à l'œil nu. Sur le dessin ci-dessous sont représentées de façon schématique les transitions par lesquelles les cellules procaryotes donnèrent naissance aux cellules eucaryotes.

Comment la vie sur la Terre s'est-elle formée ? Cette question a fasciné de nombreux scientifiques, à commencer par le biochimiste russe Oparin qui, le premier, formula l'hypothèse de l'origine de la vie à partir d'un mélange liquide dans lequel se seraient créés les premiers éléments organiques. Dans une expérience devenue fameuse, Miller, en 1953, reconstitua une hypothétique atmosphère « primitive », composée de méthane, d'ammoniaque, d'hydrogène et d'eau, dans laquelle il fit passer des décharges électriques : après quelques jours, il se forma dans ce mélange des amino-acides et d'autres substances, qui sont les composants de base de la cellule vivante. L'expérience de Miller démontre qu'il est possible que la vie se soit formée spontanément, en utilisant peut-être, conjointement à l'énergie électrique, le rayonnement ultraviolet provenant du Soleil. Les premières cellules qui se formèrent ainsi durent être d'un type très simple, dit « procaryote » : les cellules procaryotes n'ont pas de noyau, ni les autres éléments organiques comme les chloroplastes et les mitochondries, qui sont au contraire présents et bien définis dans les cellules des plantes et des animaux, appelées « eucaryotes ». Les cellules procaryotes sont propres aux bactéries et aux algues bleues, qui furent donc vraisemblablement les premiers organismes vivants apparus à la surface de la Terre. Les témoignages fossiles de la présence de ces organismes sont, pour le moment, relativement peu nombreux ; il paraît toutefois assuré que les premières traces organiques sont attestées dans des roches sud-africaines remontant à un peu plus de 3 milliards d'années.



Cellules de deux milliards d'années

Dans certaines roches de l'Amérique du Nord remontant à environ 2 milliards d'années ont été trouvés les restes fossiles de quelques micro-organismes semblables aux bactéries et aux algues bleues : ils montrent clairement comment à cette époque, et probablement déjà auparavant, des organismes formés de cellules du type procaryote ont déjà évolué. Mais les restes fossiles les plus caractéristiques et les plus répandus à la période précédant l'ère paléozoïque sont certainement les stromatolithes : il s'agit des restes de colonies d'algues bleues ayant emprisonné des sédiments en suspension dans l'eau et constitué ainsi, au cours de leur croissance, des structures minéralisées de forme variée, conservées à l'état fossile. Actuellement, les stromatolithes se forment spécialement dans des lagunes d'eau très salée de l'Australie occidentale. Les nodules de manganèse présents sur les fonds océaniques et constituant une réserve très importante de minerai sont aussi des stromatolithes, formés en ce cas de bactéries. Sur le dessin ci-dessous sont représentés différents types de bactéries actuelles.



Faune prépaléozoïque
1-2-3-4. Diverses formes de méduses.
5. *Conomedusites.*
6-7. *Pennatulacea.*
8. *Spriggina.*
9-10. *Dickinsonia* (annélide).
11-12. *Parvancorina* (crustacé).
13. *Praecambridium* (chélicérate).



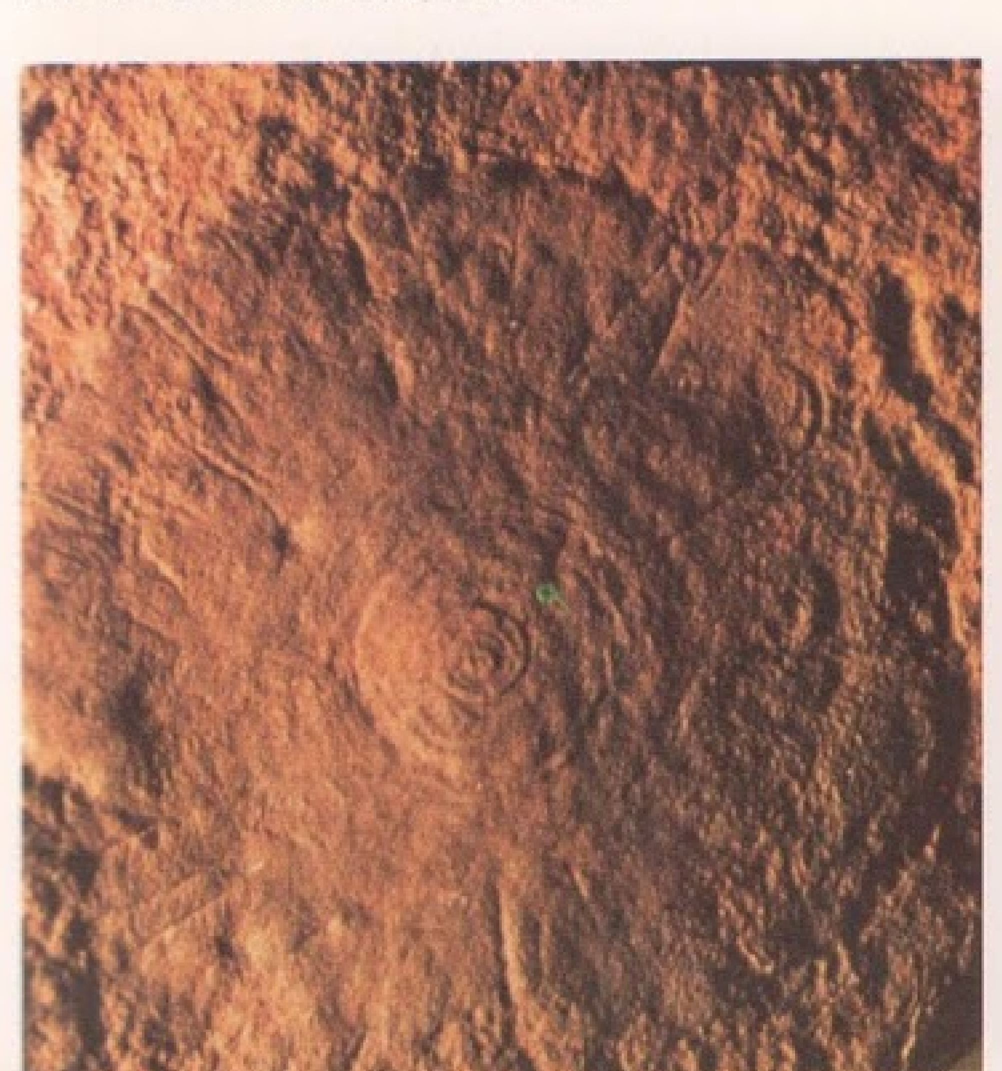
Évolution de la cellule

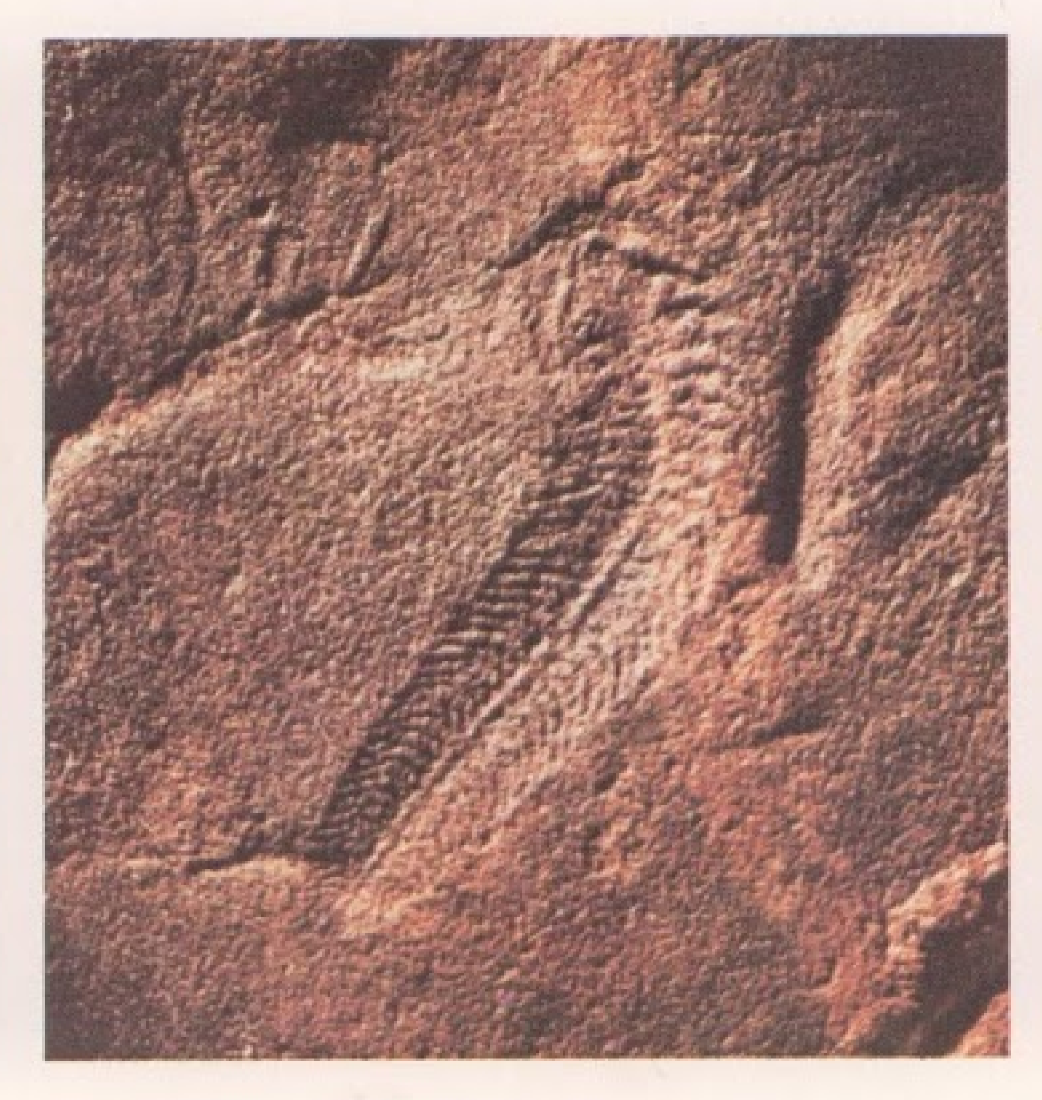
Une étape fondamentale dans l'évolution des êtres vivants est le passage de la cellule procaryote à la cellule eucaryote. On en a une attestation très sûre dans des roches australiennes qui remontent à environ 1 milliard d'années : elles contiennent, en effet, des cellules fossiles de type clairement eucaryote. Les cellules eucaryotes, qui se reproduisent par mitose (scission) autant que par méiose (reproduction sexuée), permirent le passage de formes de vie microscopiques à des formes de vie macroscopiques.

Les premiers fossiles

Si, jusque dans les années 1950, les roches précédant la période cambrienne étaient considérées comme à peu près dépourvues de fossiles, l'étendue de nos connaissances sur la vie prépaléozoïque s'est depuis lors beaucoup augmentée, et l'on peut aujourd'hui affirmer que, pendant presque tout le Phanérozoïque, à partir d'une période remontant à 3 milliards d'années environ, la vie fut répandue sur la Terre sous la forme d'animaux microscopiques. Les premiers animaux visibles à l'œil nu apparurent seulement voici à peu près 700 millions d'années. Ils furent découverts pour la première fois à Ediacara, en Australie centro-méridionale, en 1949, mais ce n'est qu'en 1958 que l'on reconnut leur appartenance à des terrains précambriens.

La faune d'Ediacara présente des organismes de faibles dimensions (quelques centimètres); ils ont atteint un haut degré de diversification, signe évident d'une évolution antérieure encore ignorée. Outre des animaux clairement identifiable par leur ressemblance avec les animaux actuels, comme les méduses (photographie ci-dessous, à gauche) ou les vers (ci-dessous, au centre), cette faune comprend des animaux dont la nature est tout à fait inconnue, comme le *Tribrachidium* (ci-dessous, à droite) et d'étranges créatures dont la forme rappelle les plumes des oiseaux : des animaux semblables se trouvent aussi dans des roches précambriennes en Grande-Bretagne, en Union soviétique, en Afrique du Sud et en Amérique du Nord.









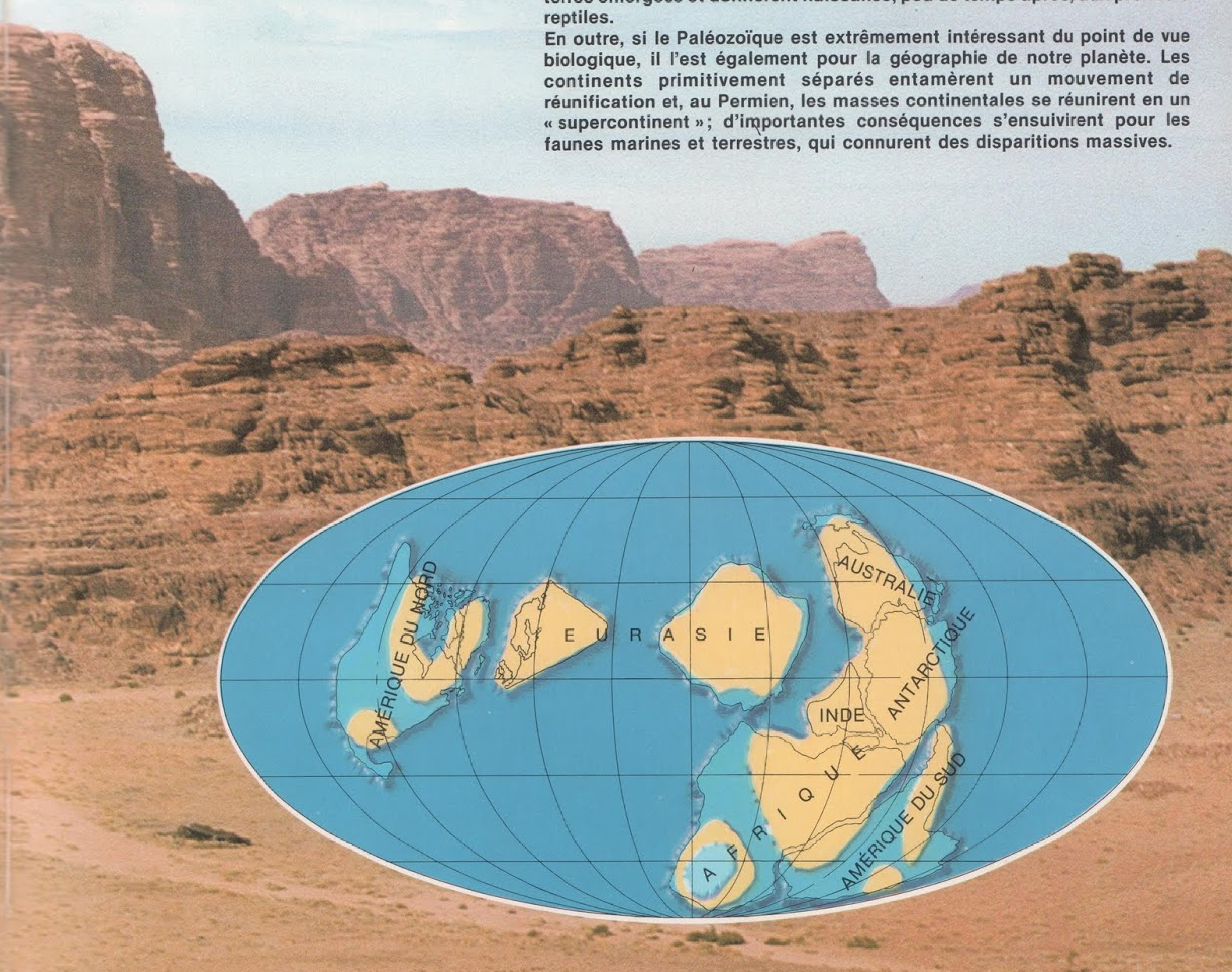
L'ère paléozoïque

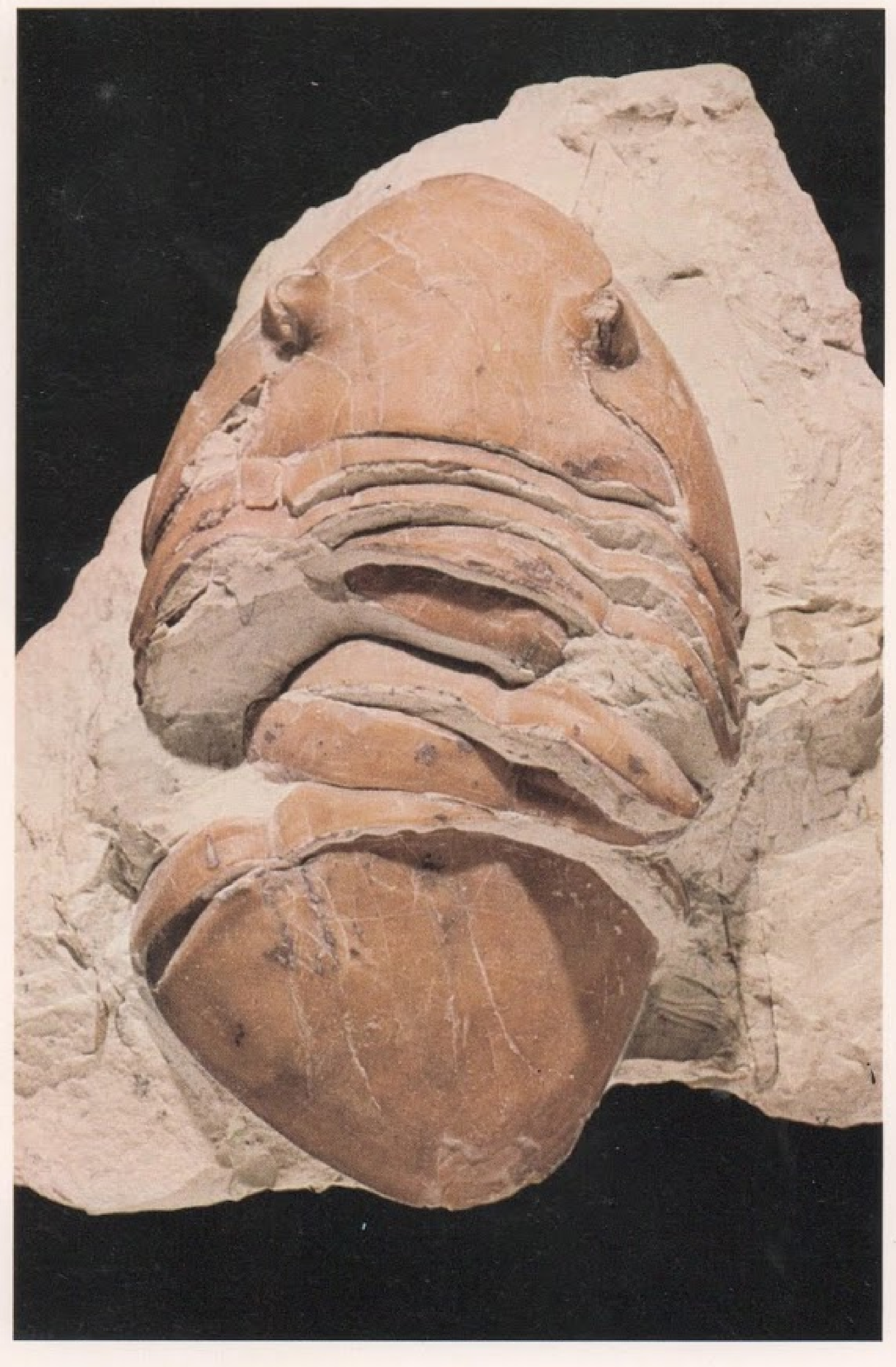
Période	Millions d'années avant notre ère
PERMIEN	280
CARBONIFÈRE	345
DÉVONIEN	395
SILURIEN	435
ORDOVICIEN	500
CAMBRIEN	570

Le Paléozoïque, ou ère primaire, qui signifie en grec : « des anciens organismes vivants », est la période de l'histoire de notre planète comprise entre 570 et 230 millions d'années avant notre ère. Elle a duré en tout 340 millions d'années et on la subdivise en six périodes qui sont, en parlant de la plus ancienne : le Cambrien, l'Ordovicien, le Silurien, le Dévonien, le Carbonifère et le Permien.

Le Paléozoïque a été très important pour l'évolution de la vie dans les mers aussi bien que sur la terre ferme. La vie dans les mers présentait des aspects très intéressants : y vivaient en effet des arthropodes étranges et complexes, les trilobites, actuellement disparus, à partir desquels se différencièrent dans la suite des temps les arthropodes actuels ; semblables à des ombrelles sans toile, les graptolithes flottaient dans les eaux au gré des courants, et d'autres animaux ressemblant aux actuels lamellibranches s'appuyaient sur le fond par de longues épines. Nous sommes alors à l'aube de l'ère qui vit l'apparition des premiers vertébrés marins, la conquête des terres émergées par les arthropodes et l'épanouissement des premières plantes. Voici 350 millions d'années environ, un grand événement se produisit : les amphibiens, descendants des poissons crossoptérygiens, conquirent les terres émergées et donnèrent naissance, peu de temps après, aux premiers reptiles.

En outre, si le Paléozoïque est extrêmement intéressant du point de vue biologique, il l'est également pour la géographie de notre planète. Les continents primitivement séparés entamèrent un mouvement de réunification et, au Permien, les masses continentales se réunirent en un « supercontinent » ; d'importantes conséquences s'ensuivirent pour les faunes marines et terrestres, qui connurent des disparitions massives.

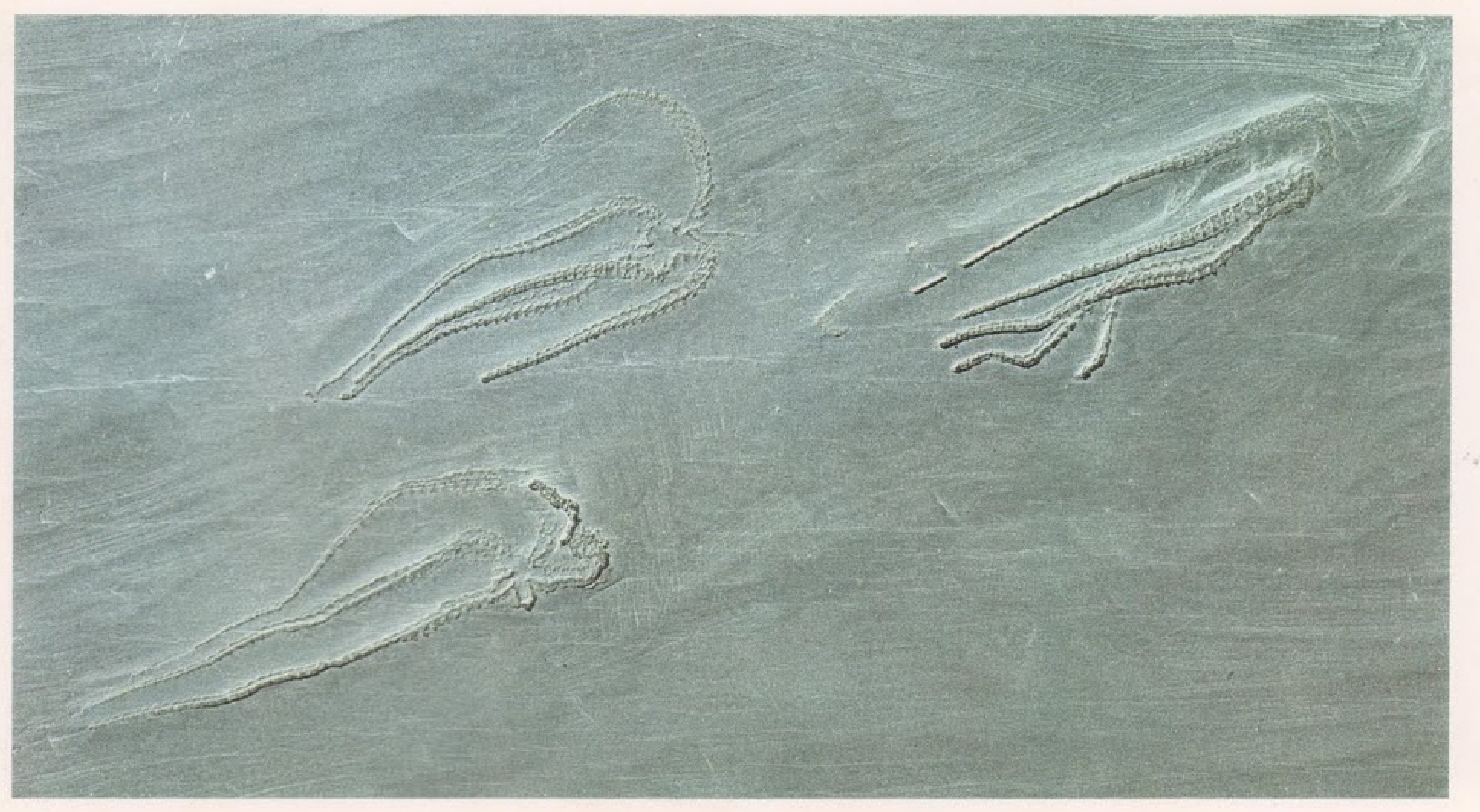




Anciennes faunes marines
Sur la photographie ci-dessus, un magnifique exemplaire de *Homotelus bromidensis*, trilobite ayant vécu en Amérique du Nord à la période ordovicienne. Les trilobites, classe d'arthropodes complètement éteinte, furent très répandus durant le Paléozoïque.

L'ancienne faune marine

Les couches fossilifères appartenant au Paléozoïque présentent, à partir de la période cambrienne, un monde marin habité par de multiples formes de vie. Bien que primitives, elles attestent déjà d'un niveau remarquable de spécialisation et de diversification. Tout cela laisse supposer une évolution antérieure, dont ne restent malheureusement que des témoignages très rares. Au Cambrien, nous trouvons déjà parmi les animaux unicellulaires (ou protozoaires) des radiolaires à coquille siliceuse et des foraminifères dotés d'une coquille calcaire, ces derniers étant plus abondants au Carbonifère et au Permien. Les éponges aussi étaient déjà présentes, associées à des organismes probablement apparentés, les archéocyathes, qui eurent une importance notoire dans la construction des premières barrières, jouant le rôle qui sera plus tard celui des coraux. À la même période, les cœlentérés avaient déjà atteint un développement remarquable, en particulier les méduses, attestées à la fin du Précambrien. Le développement proprement dit des cœlentérés, et en particulier des antozoaires (coraux), a commencé à partir du Silurien, avec la diffusion des tétracoralliaires : associés aux stromatopores et aux bryozoaires, ils contribuèrent à la formation des grandes barrières coralliennes du Paléozoïque. Le déclin des tétracoralliaires commença au Carbonifère et ils disparurent vers la fin du Paléozoïque. Mais les animaux le plus largement répandus dans les mers cambriennes furent probablement les brachiopodes, et surtout les trilobites. Les brachiopodes sont des animaux enfermés dans une coquille bivalve, comme les mollusques lamellibranches, dont ils diffèrent par ailleurs notablement. Ils étaient présents sous de nombreuses formes, déjà bien différenciées et spécialisées, et atteignirent l'apogée de leur développement au Silurien. Les trilobites constituent sans doute les formes de vie les plus élaborées entre toutes celles qui existaient au Cambrien. Bien que déjà présents avec un haut degré de différenciation dans les formes et à un stade avancé d'évolution, ils se sont conservés nombreux dans les roches, grâce à leur exosquelette de nature chitineuse, qui avait de bonnes possibilités de fossilisation.



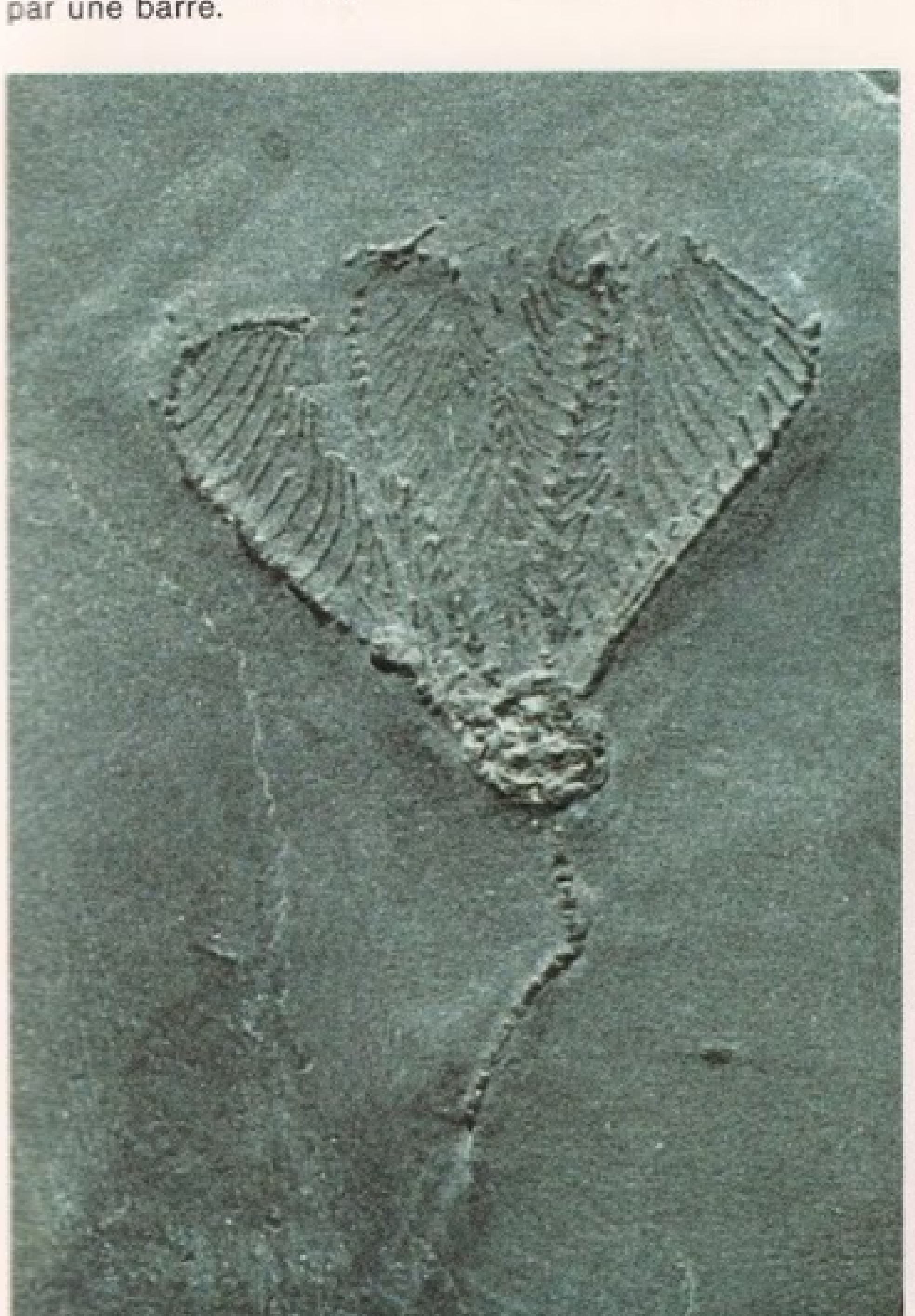
Dans les mers du Paléozoïque
Dans les mers de la période cambrienne étaient déjà présents les bryozoaires, les mollusques gastéropodes et les mollusques céphalopodes avec les premiers nautiloïdes à coquille tournée, promis à une grande diffusion à la période silurienne. On connaît aussi au Cambrien les graptolithes, organismes coloniaux exclusivement paléozoïques. De quelques gisements fossilifères proviennent des fossiles d'invertébrés pratiquement dépourvus de parties dures : on connaît ainsi l'existence de vers (annélides polychètes), de chétognathes et d'arthropodes onychophores. Figurent aussi les échinodermes, qui comprennent actuellement les oursins, les étoiles de mer (photographie de gauche) et les lys de mer (photographie de droite).

Un fond marin paléozoïque
Les roches qui remontent au début de l'ère paléozoïque sont caractérisées par la présence de restes fossiles d'animaux uniquement marins : ce fait atteste que la vie animale et la vie végétale étaient confinées aux mers et aux océans, mais que tous les groupes d'animaux invertébrés vivant aujourd'hui étaient déjà représentés. À la période ordovicienne, en outre, il y a environ 450 millions d'années, apparurent les premiers vertébrés : nous ne savons pas encore aujourd'hui s'ils sont nés en eau douce ou en eau marine. Pour que des organismes vivants peuplent les terres émergées, il faudra attendre la période silurienne, remontant à 430 millions d'années environ.

1-2. Méduses.
3. Éponges.
4. *Emeraldella.*
5-6-7 Trilobites *(Ogygopsis, Olinoides, Ellipsocephalus).*

Les céphalopodes
Un céphalopode du groupe des *Bactritina.* On remarque clairement la coquille de forme conique traversée par des cloisons. Les *Bactritina* sont originaires d'un grand groupe de céphalopodes, les ammonoïdés.

Organismes problématiques
Les roches du Carbonifère nord-américain ont fourni de nombreux exemplaires d'invertébrés ayant habité les deltas des grands fleuves : outre des animaux rattachables à des groupes connus ou vivants encore, on y retrouve des animaux dont on ignore toujours aujourd'hui l'exacte position systématique, comme le *Tullymonstrum* (photographie de droite) : c'est une étrange créature, à tête en entonnoir pourvue de deux yeux sur les côtés opposés à mi-hauteur, reliés entre eux par une barre.





Les brachiopodes
Les brachiopodes eurent un grand développement et furent très répandus durant tout le Paléozoïque. Ci-dessous, à gauche, un brachiopode du genre *Spinifer;* à droite, une méduse.



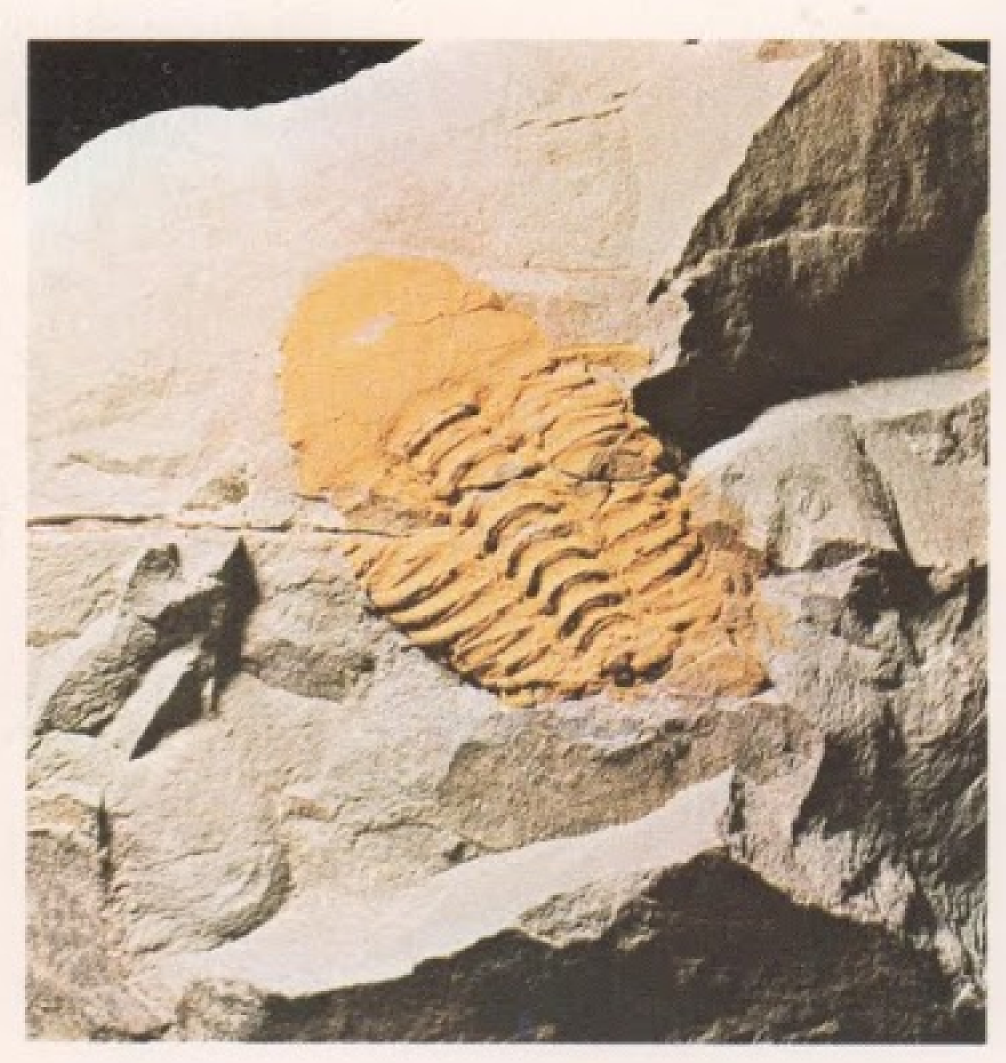




Les trilobites et les graptolithes

Deux groupes d'animaux eurent une ample diffusion au Paléozoïque et s'éteignirent avant la fin de cette ère : les trilobites et les graptolithes. Les trilobites sont des arthropodes segmentés pourvus de nombreux membres. Leur nom provient de la division caractéristique de leur corps en trois parties, en longueur comme en largeur. Dans le sens longitudinal, on distingue dans le corps une tête, ou *céphalon ;* un *thorax,* formé d'un certain nombre de segments divisés en trois parties, chaque segment portant une paire de membres ; et une partie terminale appelée *pygidium.* Les trilobites avaient, pour la plupart, de petites dimensions, mais certaines variétés pouvaient atteindre de 60 à 70 centimètres.

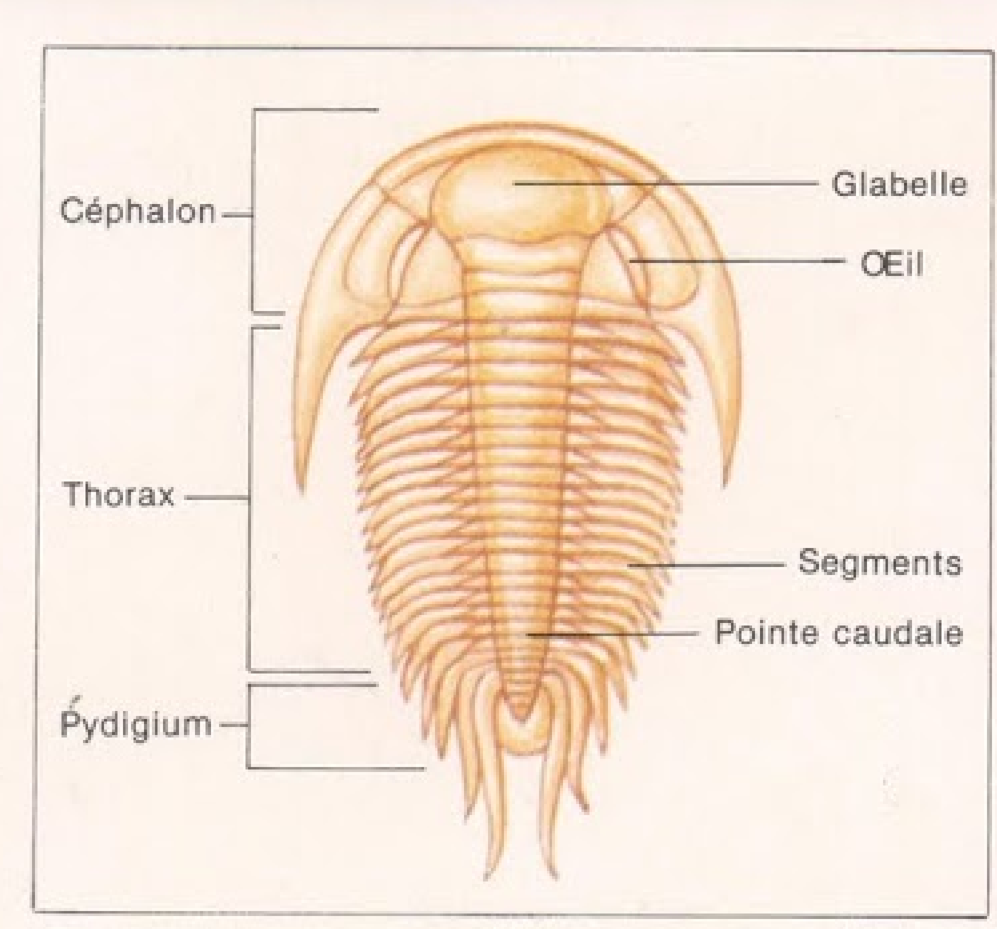
Les graptolithes sont des organismes coloniaux : chaque individu de la colonie vit rattaché aux autres par une structure cordiforme appelée « stolon ». Ils peuplèrent les mers paléozoïques du Cambrien au Carbonifère, et appartiennent au groupe des stomocordés, groupe qui occupe une position intermédiaire entre les invertébrés et les vertébrés. Les trilobites comme les graptolithes ont une grande importance pour la stratigraphie de l'ère paléozoïque.





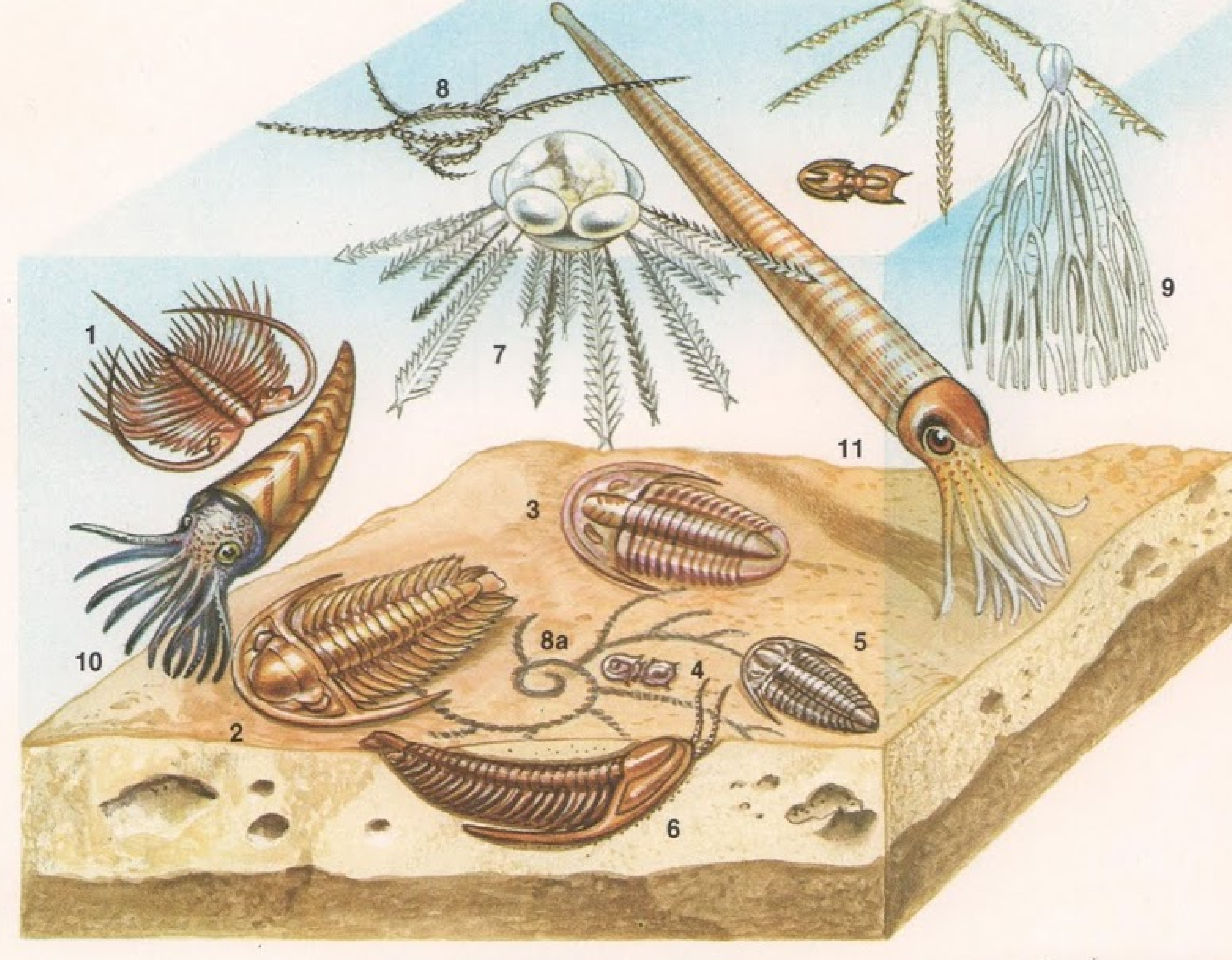
Comment vivaient les trilobites
Un trilobite du Dévonien du genre *Phacops* (ci-dessus) et un *Conocoryphe sulzeri,* trilobite du Cambrien de Bohême (en haut à gauche). Les trilobites vivaient pour la plupart sur le fond de la mer et il est probable que quelques espèces étaient en mesure de nager. Certains trilobites pouvaient se rouler en boule en cas de danger, comme le montre la photographie d'un *Flexicalimene* (ci-contre, à gauche).

La structure des trilobites
Le schéma de droite reproduit les principales subdivisions de la carapace d'un trilobite. Le *céphalon* est divisé en trois parties : une centrale, la « glabelle », et deux latérales, les « joues », qui portent les yeux, composés dans la plupart des cas. Le *thorax* est formé d'un nombre variable de segments articulés entre eux, chacun d'eux portant une paire de membres. La partie terminale, ou *pygidium,* est formée de segments soudés entre eux et presque confondus. Le dessin de la page ci-contre donne une idée de la variété des formes chez les trilobites.



Un ancien fond marin

Le dessin ci-contre reconstitue un fond marin hypothétique du passé lointain : les animaux qui y sont représentés ont en réalité vécu à des moments différents du Paléozoïque inférieur. On remarquera un *Ctenopyge,* trilobite ayant vécu au Cambrien, dont l'aspect est rendu grotesque par les longues apophyses épineuses. Sur le fond rampent d'autres trilobites de la même période : *Paradoxides* et *Solenopleura,* de forme très semblable ; caractéristiques du Cambrien, le petit *Agnostus,* dont le céphalon est de même dimension que le pygidium, ainsi que *Bailiella* et *Rusophycus,* ce dernier enfoui dans la vase du fond. Dans l'eau flottent des colonies de graptolithes : *Dictyonema,* graptolithe typique du Cambrien, et deux formes ayant vécu au Silurien : *Pristiograptus* et *Cyrtograptus,* à forme de spirale caractéristique. Les deux nautiloïdes à coquille tournée vécurent, au contraire, durant l'Ordovicien.

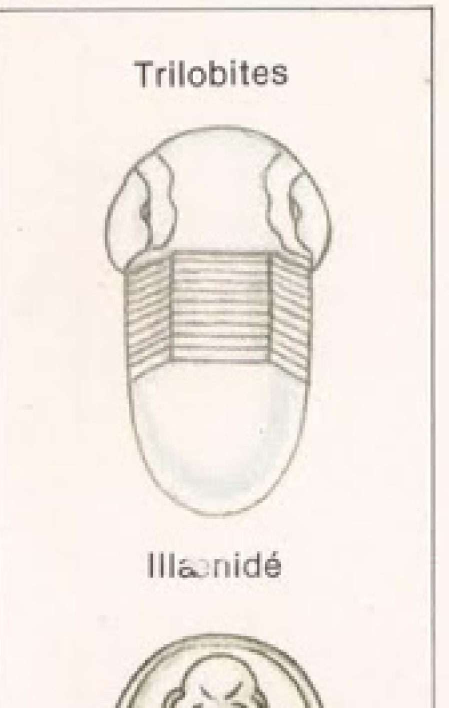


TRILOBITES
1. *Ctenopyge.*
2. *Paradoxides.*
3. *Solenopleura.*
4. *Agnostus.*
5. *Bailiella.*
6. *Rusophycus.*

GRAPTOLITHES
7-7a. *Pristiograptus.*
8-8a. *Cyrtograptus.*
9. *Dictyonema.*

NAUTILOIDES
10. Orthocératide.
11. Orthocone.

Trilobites

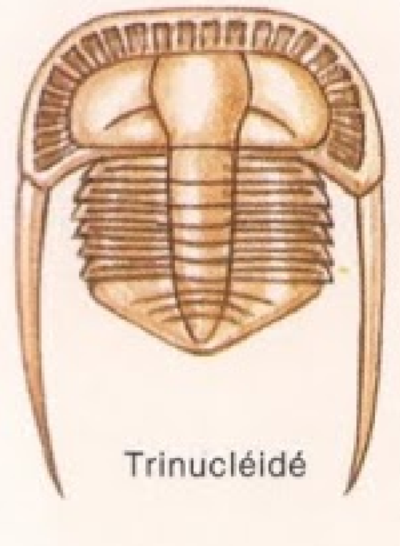


Illaenidé

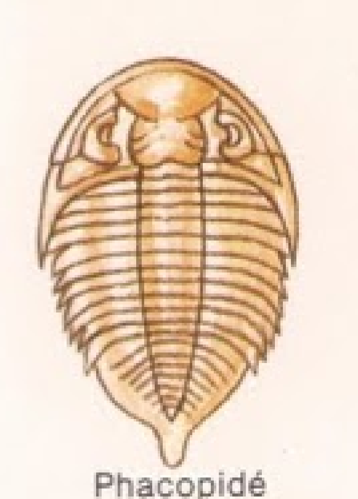




Ptychoparidé

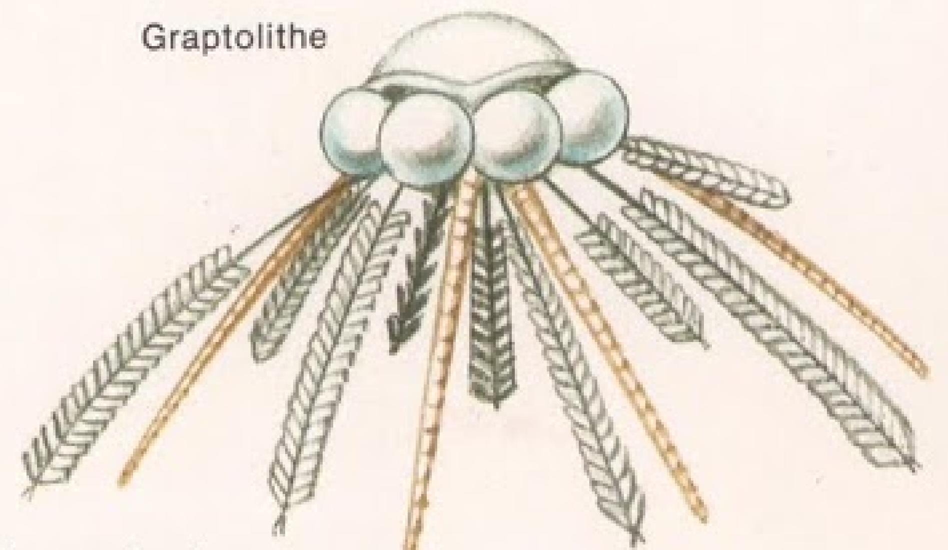


Trinucléidé



Phacopidé

Graptolithe



Les colonies

Certains graptolithes vivaient fixés au fond marin (benthiques), tandis que d'autres vivaient en suspension dans la mer au gré des courants (planctoniens et épiplanctoniens). Sur le dessin ci-dessus, une colonie de graptolithes du genre *Diplograptus.*





Les graptolithes

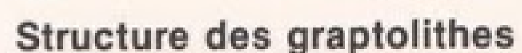
Les graptolithes étaient des animaux marins exclusivement coloniaux : chaque individu vivait enfermé dans une coquille chitineuse (l'« étui »), relié aux autres individus de la même colonie par une corde, ou « stolon ». Certains formaient des colonies à configuration dendritique, d'autres se réunissaient en colonies dont la forme évoque celle d'une scie à bois. Apparus au Cambrien moyen, les graptolithes connurent une remarquable diffusion surtout à l'Ordovicien et au Silurien : ils s'éteignirent successivement au Carbonifère inférieur. Les graptolithes ont une grande importance pour la stratigraphie des roches paléozoïques, et en particulier de celles de l'Ordovicien et du Silurien : en effet, par leur grande diffusion géographique et par la rapide évolution de leurs formes, ils permettent de relier par leur présence des roches très éloignées les unes des autres.

Position dans la classification

Les graptolithes se trouvent habituellement déformés par l'écrasement dans des schistes et des ardoises : pendant longtemps, leur position exacte dans la classification demeura donc douteuse ; ils furent même classés parmi les cœlentérés (qui comprennent les coraux et les méduses). L'analyse d'exemplaires préservés dans les calcaires ou les grès sans avoir subi de déformations, opportunément isolés au moyen d'acide chlorhydrique et fluorhydrique



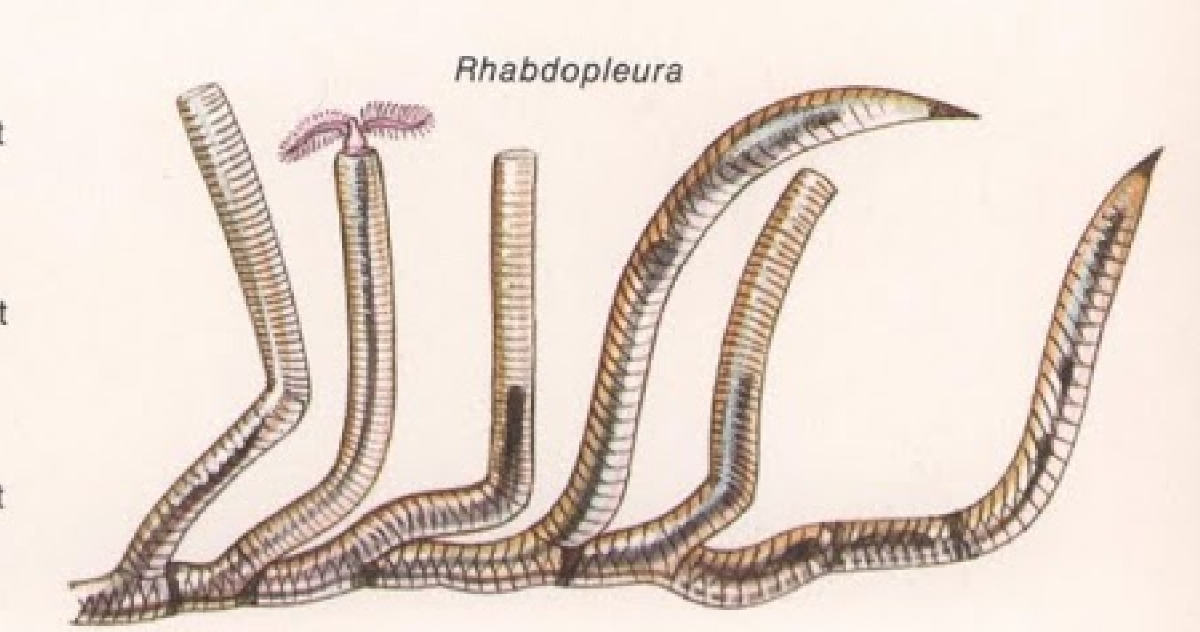
(photographies ci-dessus et ci-contre), a permis l'observation de leur structure entière et leur attribution consécutive à la sous-classe des stomocordés.



Structure des graptolithes

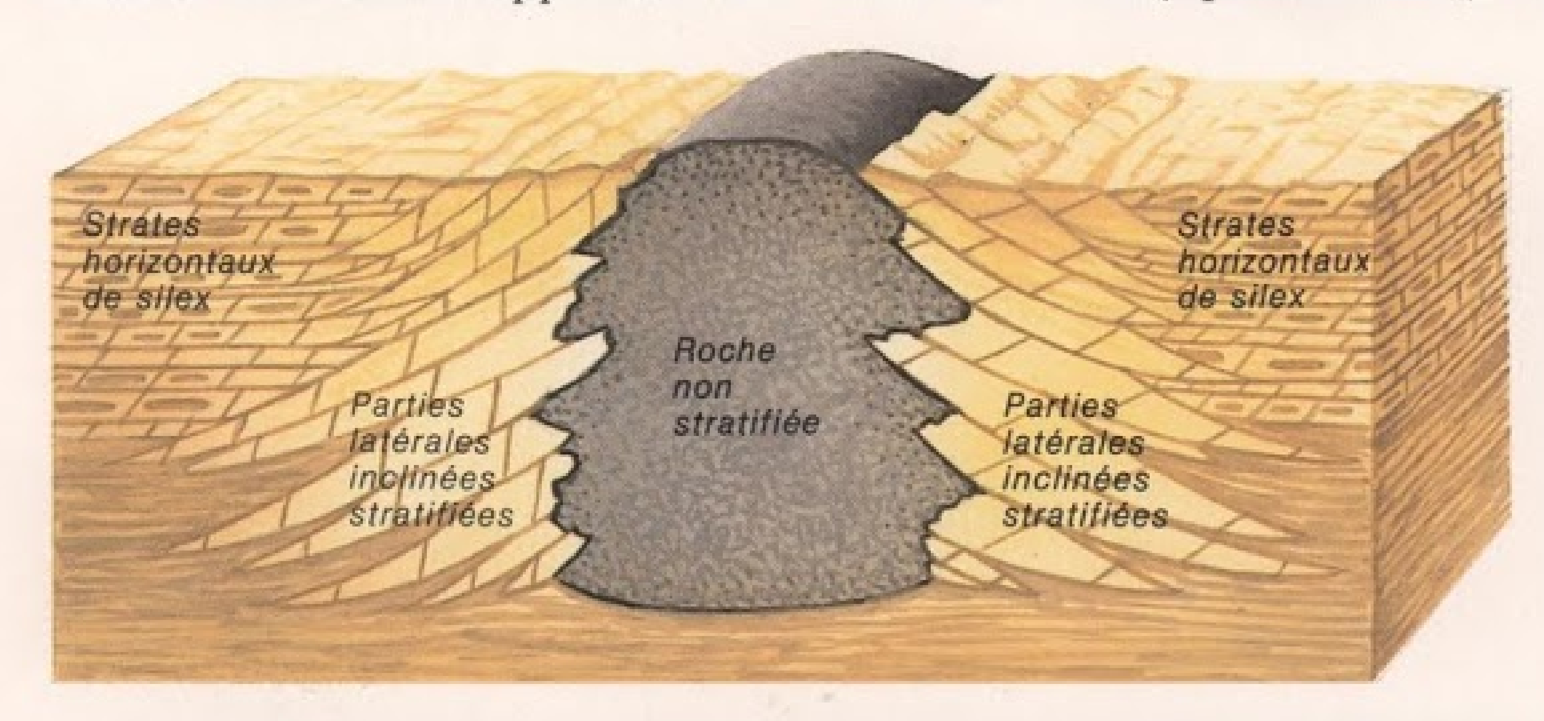
Des études précises sur la structure des graptolithes ont montré que l'organisation de ces animaux est très semblable à celle d'un ptérobranche vivant, le *Rhabdopleura.* Les ptérobranches, comme les autres stomocordés, sont des animaux peu répandus et présentant certaines caractéristiques qui les rapprochent des vertébrés, comme un système nerveux en position dorsale. Les graptolithes occupent également dans la classification une position intermédiaire entre les vertébrés et les invertébrés.
À gauche : détail d'une colonie de graptolithes fortement grossi ; à droite : détail fortement agrandi également d'une colonie de *Rhabdopleura,* un ptérobranche encore vivant.

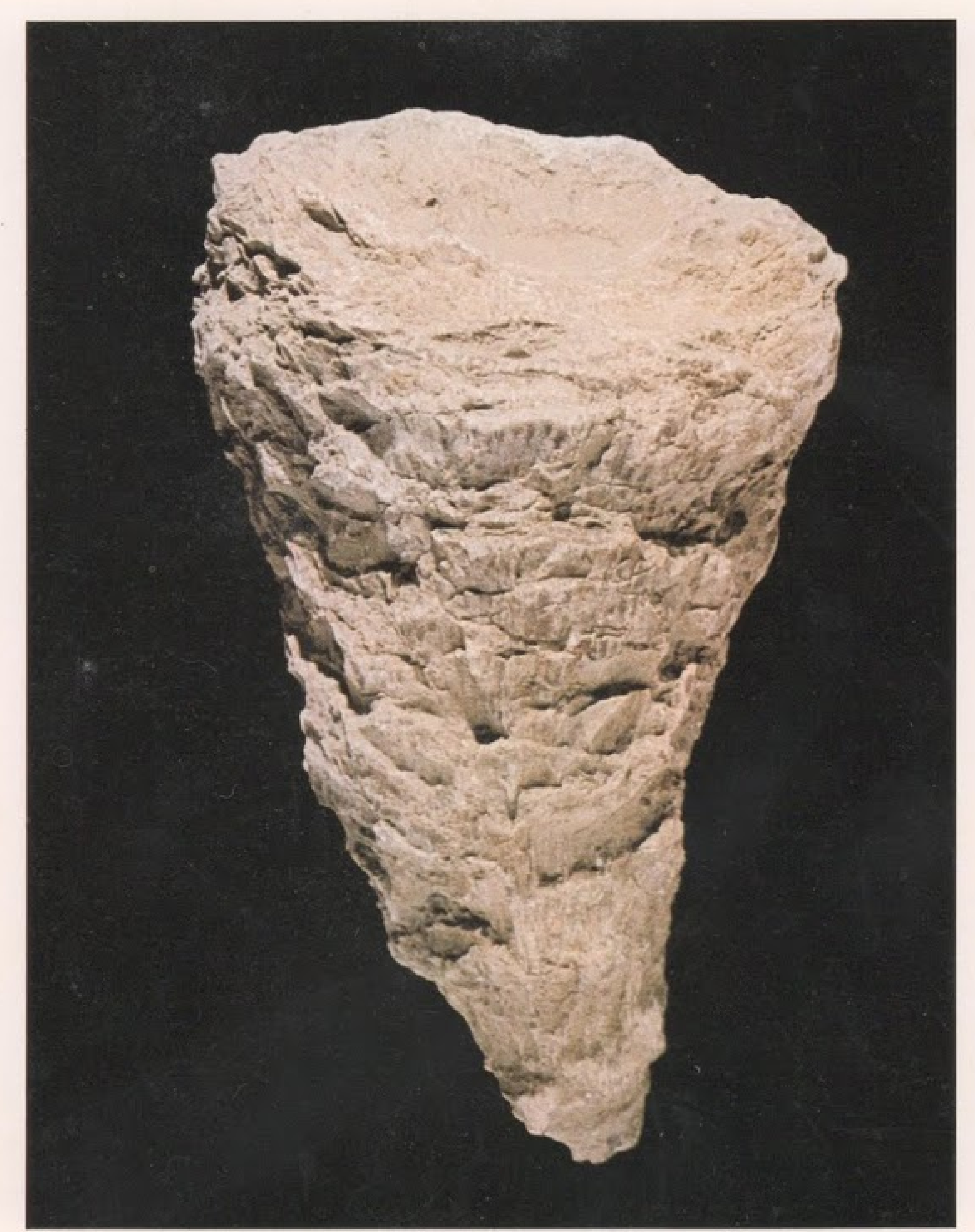
Rhabdopleura



Les récifs paléozoïques

Un récif est constitué d'une riche association d'animaux et de plantes qui contribuent à édifier le milieu même dans lequel ils vivent ; celui-ci se dresse topographiquement depuis le fond de la mer, constituant un relief. Actuellement, les récifs construits biologiquement, c'est-à-dire dont les composants minéraux sont sécrétés par des organismes vivants, sont typiques des eaux tropicales et on en trouve des exemples dans le monde entier : les plus caractéristiques sont certainement les atolls et la Grande Barrière Corallienne de l'Australie. Parmi les organismes les plus importants dans l'édification des récifs actuels, on relève les algues calcarigènes de types variés, et surtout les coraux, cependant que d'autres invertébrés apportent leur contribution, à un degré moindre. Les neuf dixièmes environ d'un récif sont constitués de fins débris sableux formés en grande partie des restes des parties dures (coquilles, etc.) des animaux vivant dessus ; ces débris sont retenus et englobés par les algues, puis progressivement transformés en calcaire. Le récif est un milieu vital très riche, l'équivalent marin de la forêt tropicale, et des organismes appartenant à presque toutes les espèces animales y sont représentés. Outre les algues déjà citées, on y voit prospérer les éponges, les protozoaires, les bryozoaires, les échinodermes, les brachiopodes et les mollusques, tous participant à la construction de l'édifice ; les vers, les crustacés et les poissons, qui abondent, n'apportent pas de contribution significative, dans la mesure où leurs restes sont systématiquement détruits par d'autres organismes. Pour que se forme un récif, la température ambiante ne doit pas subir de grandes variations saisonnières et ne doit pas descendre au-dessous de 18 °C environ ; cela explique pourquoi les récifs croissent actuellement le long des bandes côtières tropicales. La profondeur maximale des fonds marins d'alentour n'est pas supérieure habituellement à 60 mètres. La construction des récifs a commencé depuis le Précambrien, avec la formation des stromatolithes : il s'agissait de types exclusivement alguaux. Par la suite, de nombreux groupes d'animaux eurent, à tour de rôle, une action primordiale dans la construction des récifs.

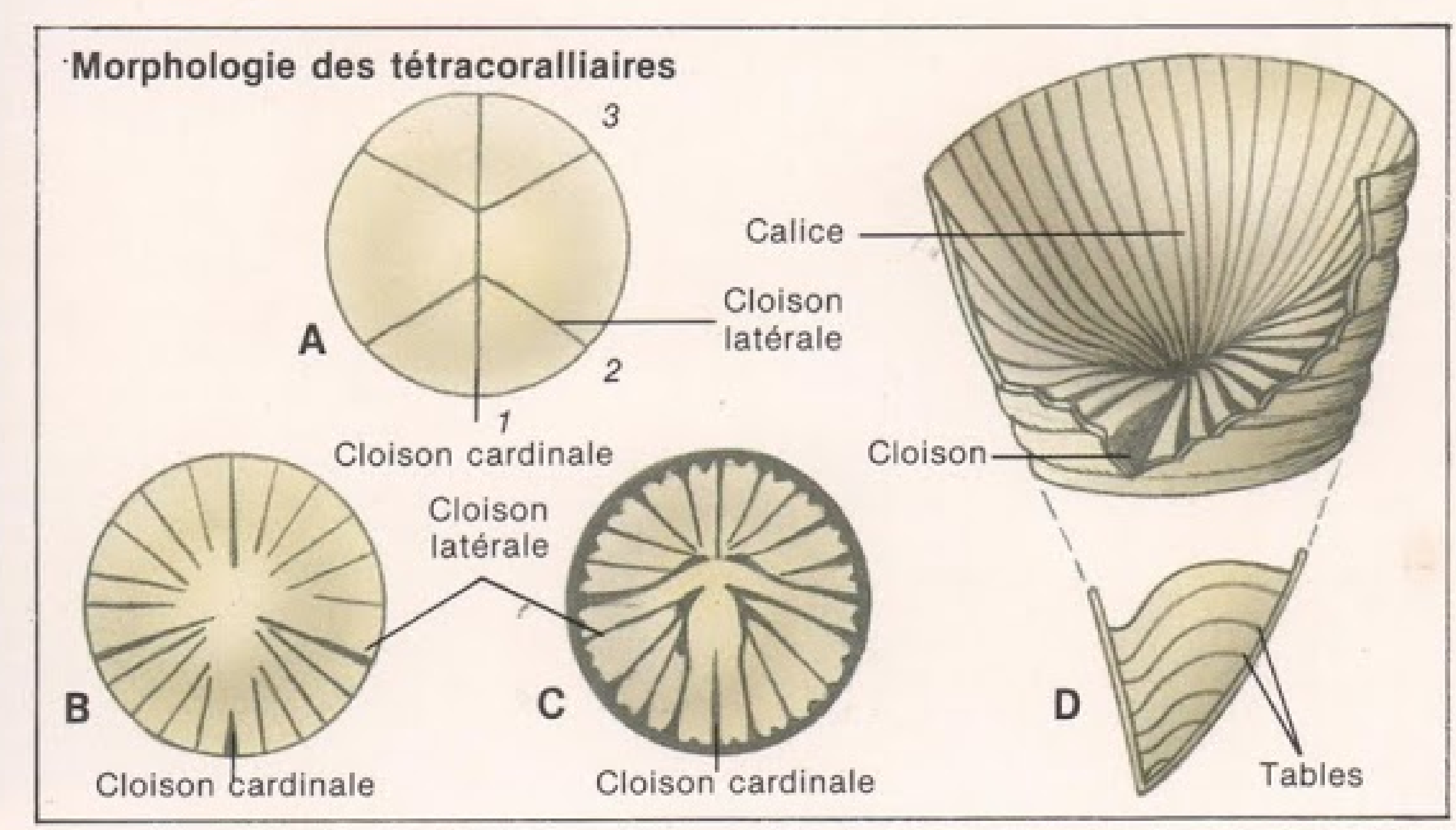




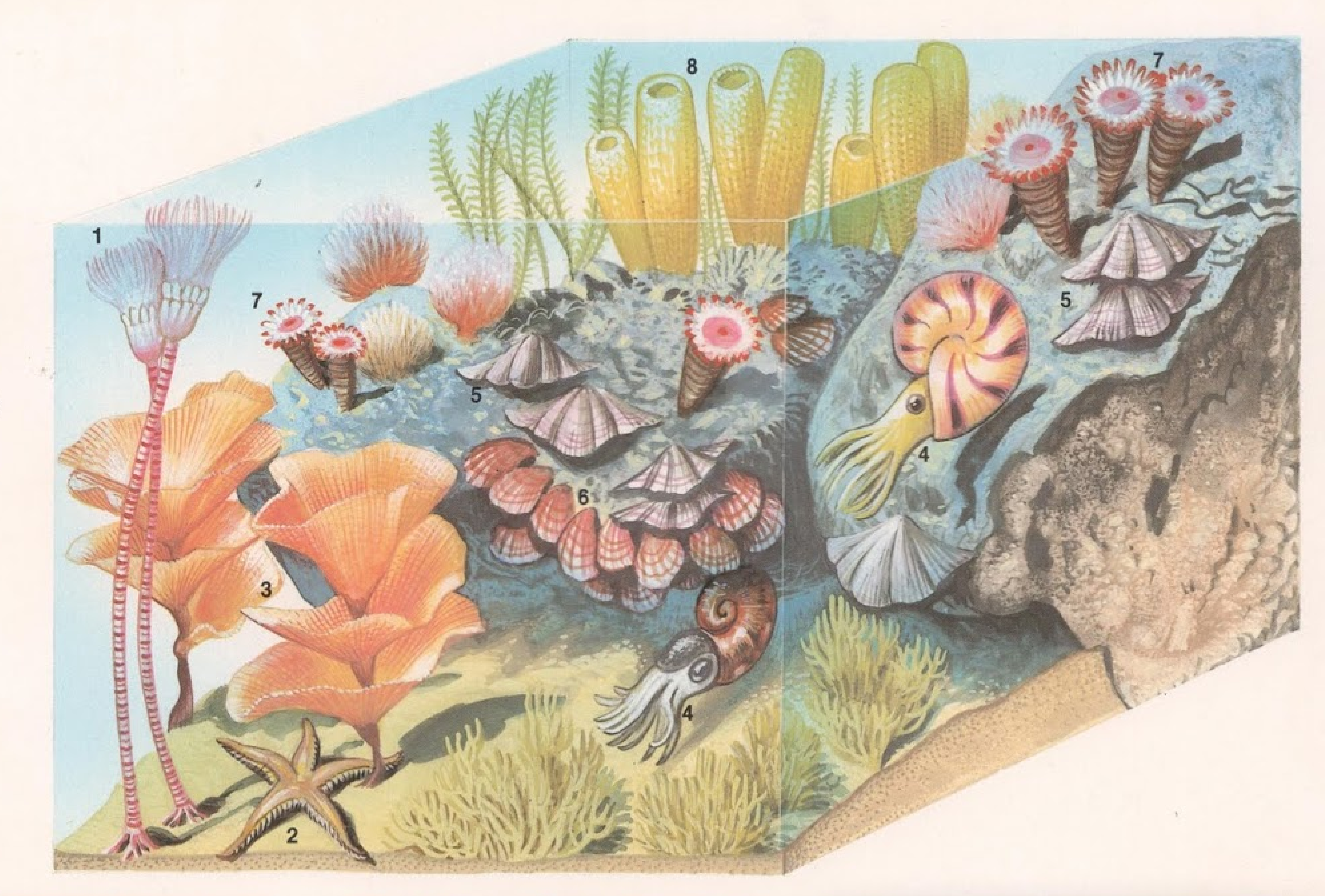
Les premiers récifs-barrières
Les premières véritables communautés de récifs-barrières apparurent à la période cambrienne, alors que des animaux pourvus de squelette calcaire commençaient à connaître une vaste diffusion. Les archéocyathidés, qui vécurent au Cambrien, furent les premiers organismes à s'unir aux algues pour la construction des récifs-barrières. À l'Ordovicien, les bryozoaires acquirent une importance remarquable comme organismes bâtisseurs : vivant en colonie, ils sécrètent un squelette calcaire ; de même pour les stromatoporoïdes, les premiers coraux (appelés tabulés) et les tétracoralliaires (photographie à gauche). Dans le bloc-diagramme en haut à gauche, section schématisée d'un récif-barrière paléozoïque nord-américain : on remarquera le noyau non stratifié de la barrière, riche en débris organiques, et ses côtés inclinés et stratifiés, cependant qu'entre les deux barrières se forment des strates de calcaires horizontales avec des nodules de silex.

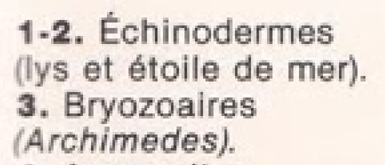


Les grands constructeurs
Peu après l'apparition des coraux tabulés, à l'Ordovicien, un autre groupe important de coraux se révéla, celui des tétracoralliaires ou rugueux, qui connut une importance et une diffusion remarquables jusqu'à la fin du Carbonifère moyen. Ceux-ci, de concert avec les bryozoaires, les stromatoporoïdes et les algues rouges corallinacées, eurent une fonction essentielle dans l'édification des récifs-barrières. Depuis le Carbonifère jusqu'à la fin du Paléozoïque, plus diminuait la diffusion des coraux, plus augmentait le rôle des crinoïdes, groupe d'échinodermes pourvus d'un squelette externe composé de différentes séries de plaques, qui vivaient attachés au fond par une tige. Les restes de ces crinoïdes furent en certains cas le principal composant des roches, comme pour les récifs-barrières du Carbonifère anglais. Les brachiopodes aussi eurent au Paléozoïque supérieur une très grande diffusion, comme l'attestent les nombreux genres que l'on trouve dans les roches de cette période, parmi lesquels *Richtofenia* (photographie ci-dessus). Dans le même temps, deux groupes d'algues vertes eurent aussi une certaine importance, celui des codiales et celui des dasycladales.



Une communauté de récif-barrière du Carbonifère nord-américain
À la charnière entre les périodes dévonienne et carbonifère, il y eut une crise dans l'écosystème des récifs-barrières : les coraux tabulés et les stromatoporoïdes étaient entrés en décadence, cependant que les éponges, les algues vertes, les crinoïdes, les bryozoaires et les brachiopodes avaient acquis une plus grande importance.

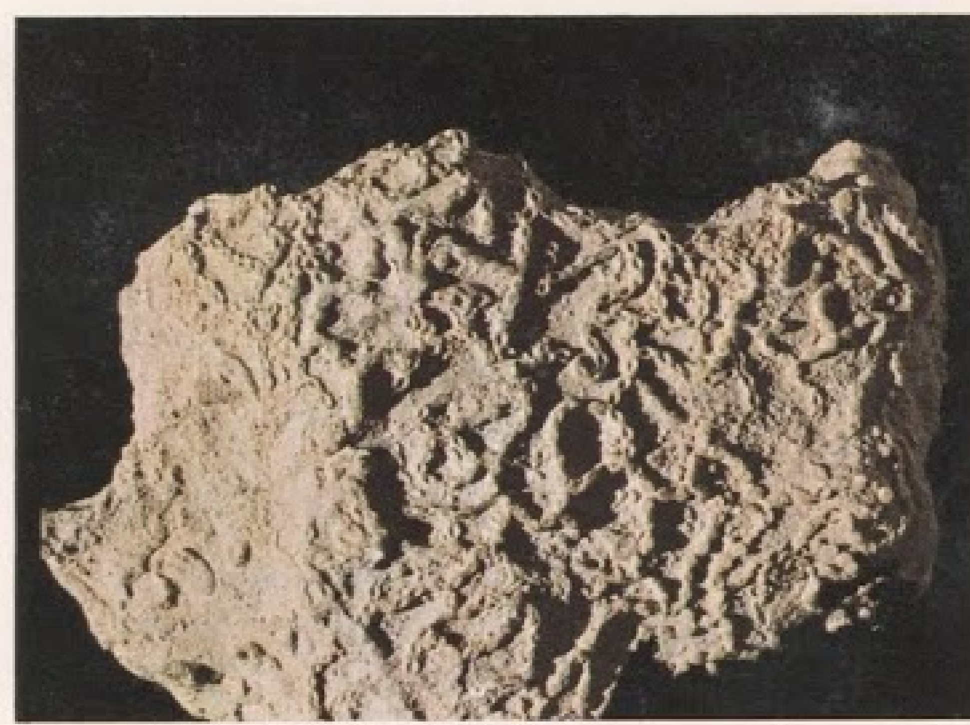




1-2. Échinodermes (lys et étoile de mer).
3. Bryozoaires *(Archimedes)*.
4. Ammonites.
5-6. Brachiopodes.
7. Cœlentérés (tétracoralliaires).
8. Éponges calcaires.







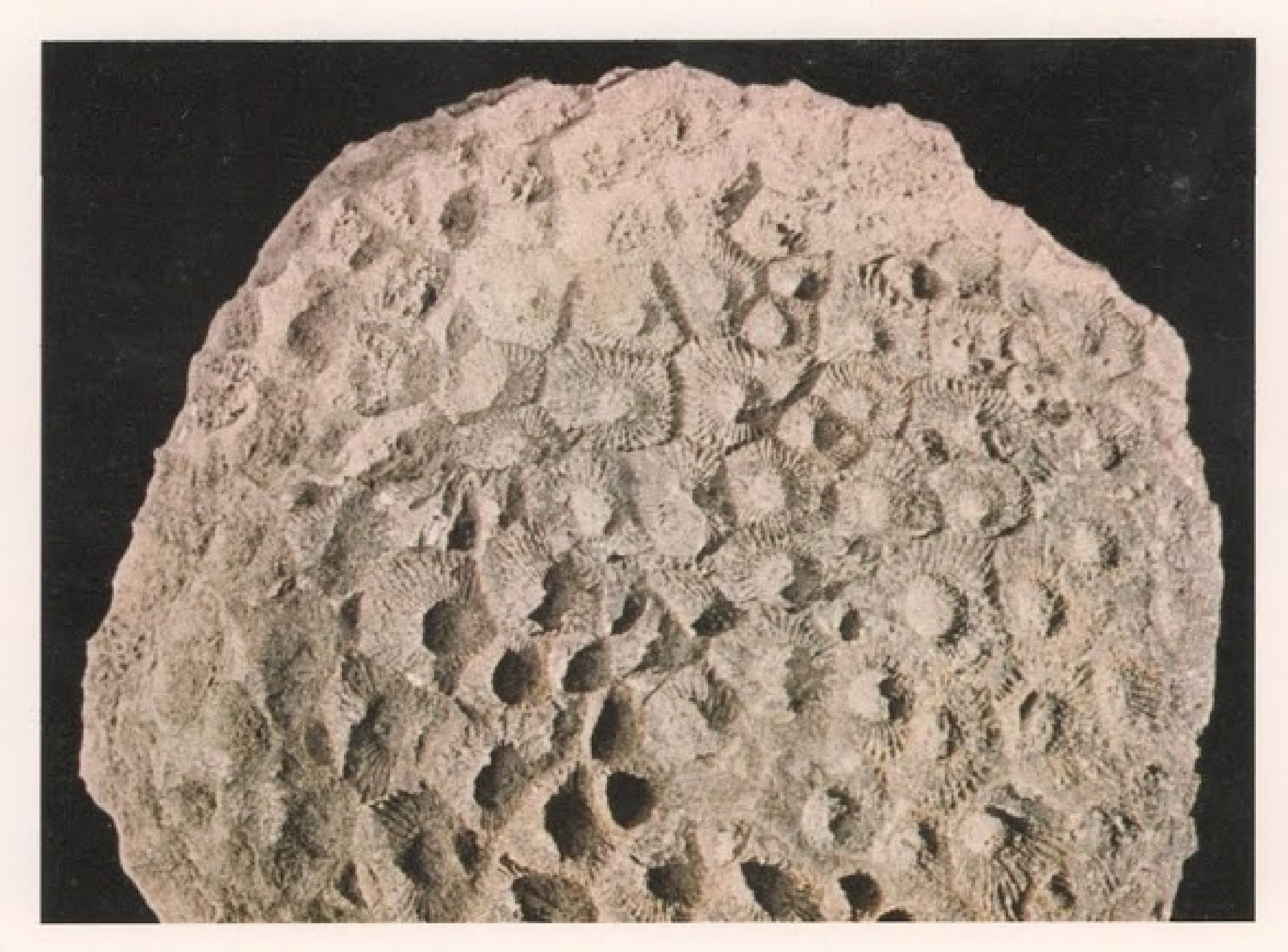
Les tétracoralliaires
Calceola sandalina (photographie ci-dessus) est un tétracoralliaire solitaire typique du Dévonien. Comme les autres tétracoralliaires, *Calceola* était pourvu d'un opercule à la partie supérieure.

Les bryozoaires
Archimedes, un bryozoaire du Carbonifère (à gauche), vivant en colonies à configuration d'entonnoirs superposés, ce qui lui donnait une forme hélicoïdale typique.

Les coraux tabulés
Sur la photographie ci-dessus, un *Halisites*, corail tabulé qui formait des squelettes à section ellipsoïdale, attachés de telle sorte qu'ils semblent former en section un entrelacs de chaînes. Les tabulés étaient des coraux caractérisés par un faible développement des septes et un intérieur divisé en tables horizontales.



Les coraux
Sous le nom de coraux, on a l'habitude de définir un groupe de cœlentérés vivant au seul stade de polype, fixés au fond de la mer et sécrétant un squelette calcaire interne. Ils sont actuellement les principaux bâtisseurs de récifs-barrières. Les hexacoralliaires sont connus à partir du Triasique, tandis que les tabulés et les tétracoralliaires (ou rugueux) sont exclusivement paléozoïques. Les tétracoralliaires (photographie de droite) présentaient des formes coloniales et des formes solitaires ; ces dernières atteignirent des proportions énormes, plus de 15 cm de diamètre et 1 mètre de longueur.



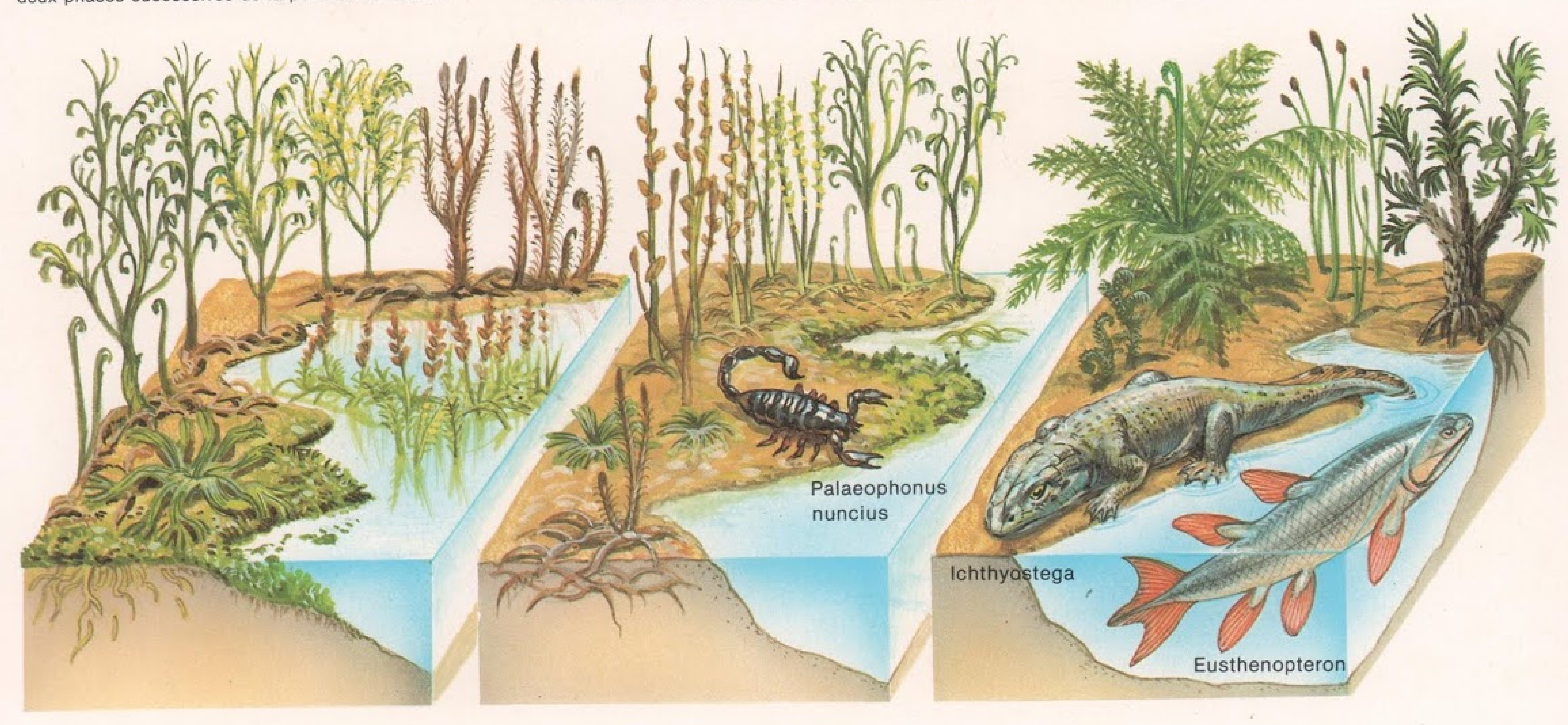
Morphologie des tétracoralliaires
Le schéma de gauche représente l'intérieur et les stades de croissance d'un tétracoralliaire. Dans un corail, le polype unique sécrète un squelette calcaire de forme conique ou cylindrique, subdivisé à l'intérieur par des parois horizontales (tables) et verticales (cloisons ou septes). Dans le calice d'un tétracoralliaire, on remarque une disposition particulière des cloisons : au fur et à mesure qu'elles se forment, elles se disposent autour de quatre cloisons latérales (A 2-3) attachées à une cloison initiale (A 1) ; la partie de la cloison initiale à laquelle s'attachent les premières cloisons latérales s'appelle cloison cardinale, la partie opposée cloison ventrale. En A et B sont schématisés deux moments de la croissance d'un tétracoralliaire solitaire, l'un jeune, l'autre adulte, en C et D, la section transversale (partie inférieure et partie supérieure) d'un tétracoralliaire du genre *Zaphrentites*.

La conquête des terres émergées

Le processus de colonisation des terres émergées par des organismes vivants a commencé, pense-t-on, au Silurien supérieur, il y a environ 420 millions d'années. Jusqu'alors, la vie était entièrement confinée au milieu aquatique : là étaient apparus les premiers micro-organismes, là s'étaient développées des formes de vie toujours plus complexes ; toutes celles qui subsistent encore de nos jours y étaient déjà attestées. Là encore, à l'Ordovicien, les premiers vertébrés (agnathes) étaient nés ; au cours de la période suivante, au Silurien, avaient suivi les premiers vertébrés pourvus de mâchoires, les poissons acanthodiens. En contraste avec l'aspect fourmillant de la vie aquatique, les terres émergées avaient offert jusque-là un spectacle désertique sans égal aujourd'hui sur notre planète : aucune forme de vie ne s'y était développée depuis des millions d'années, et l'on comprend dans ces conditions l'importance de l'étape franchie par les premières plantes qui commencèrent la colonisation des rives des bassins alluvionnaires. Les difficultés qui s'opposaient au passage du milieu aquatique au milieu subaérien étaient énormes ; un milieu aquatique offre généralement des conditions de plus grande stabilité ambiante, avec des variations moins importantes de température et d'éclairage ; en outre, les organismes n'y sont pas obligés d'avoir des structures pour soutenir leur corps contre la pesanteur, ni des systèmes de conservation des liquides pour éviter la déshydratation. C'est précisément en surmontant ces difficultés — et d'autres encore — que les plantes psilophytes firent leur apparition sur les terres émergées.



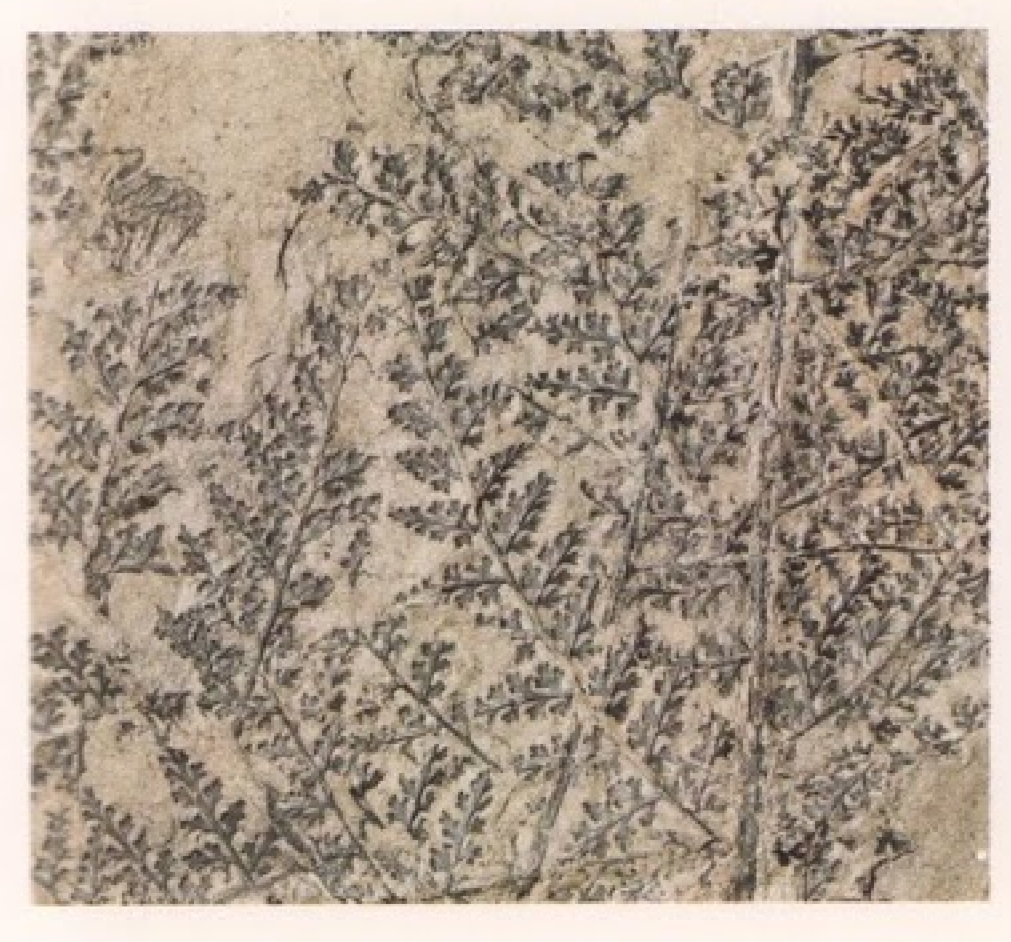
Premières formes de vie subaérienne
Un petit nombre de tribus animales seulement est arrivé jusque-là à s'adapter, au moins sous quelques formes, aux difficultés d'un milieu de vie subaérien. Parmi celles-ci, les cordés (c'est-à-dire essentiellement les vertébrés), les annélides (lombrics), les mollusques (gastéropodes) et les arthropodes (insectes, etc.). Les arthropodes furent véritablement les premiers animaux à apparaître sur les terres émergées, d'après les témoignages des restes fossiles trouvés au pays de Galles et dans l'île de Gotland, qui remontent au Silurien supérieur : myriapodes et créatures semblables à des scorpions primitifs. Seules les premières plantes les avaient précédés dans la colonisation du milieu subaérien, comme le montre la succession des illustrations ci-dessous. Les deux premiers dessins se rapportent à deux phases successives de la période silurienne : l'apparition des plantes est suivie de l'apparition des premiers arthropodes terrestres. Le troisième dessin évoque la période dévonienne, durant laquelle les premiers vertébrés terrestres (les amphibiens) firent leur apparition. Sur l'illustration sont figurés l'*Eusthenopteron*, poisson aux caractères intermédiaires entre ceux des poissons et ceux des amphibiens, et l'*Ichthyostega*, amphibien très primitif mais déjà capable de se mouvoir et de respirer en milieu subaérien. La photographie ci-dessus montre l'empreinte fossile d'un amphibien analogue au *Seymouria*, amphibien évolué qui présente des caractères de transition avec la classe des reptiles. Ces derniers furent les premiers vertébrés qui réussirent véritablement à s'arracher au milieu aquatique, même pour la ponte des œufs et le développement de l'embryon : ils ouvraient ainsi la voie à la colonisation du milieu subaérien par les vertébrés.



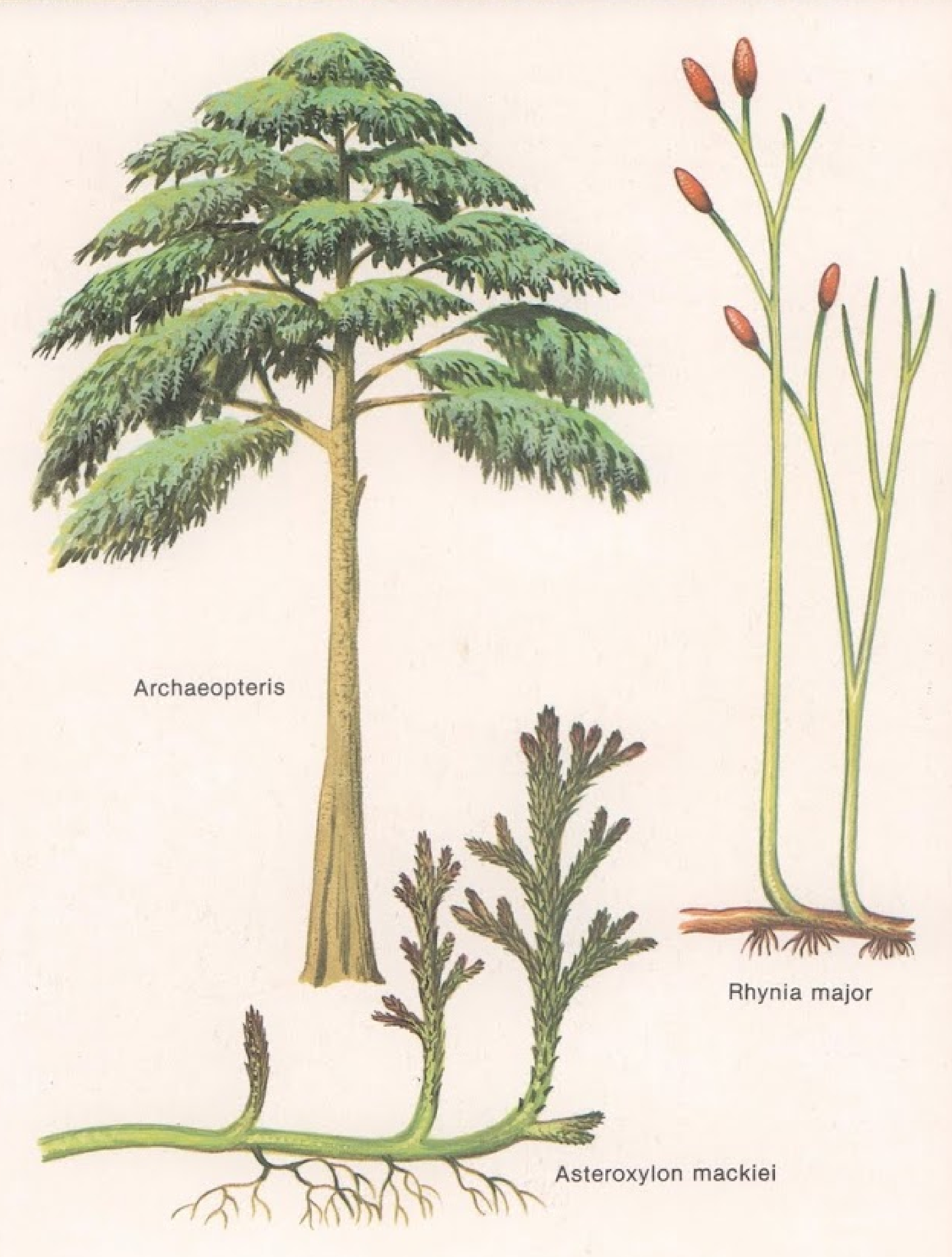
Un paysage du Dévonien
Vers le début du Dévonien, le paysage des lagunes et des marais côtiers devait ressembler à celui qui est reconstitué sur le dessin ci-contre. Une végétation basse occupait déjà les rives ; elle était composée des premières plantes psilophytales, les plus anciennes plantes vasculaires. On reconnaîtra des végétaux appartenant aux genres *Protolepidodendron* (1), avec une tige atteignant 15 mm de diamètre et des feuilles fourchues disposées en spirale ; *Psilophyton* (2), avec une tige sans feuilles mais pourvue de poils épineux disséminés irrégulièrement ; *Sciadophyton* (3), petite plante sans feuilles se développant avec des bourgeons en étoile.



Un scorpion primitif
Le dessin ci-contre restitue l'arthropode *Palaeophonus nuncius ;* ce scorpionidé primitif fut, avec d'autres arthropodes, l'un des premiers animaux à abandonner le milieu aquatique.



Les premières plantes vasculaires
Les plantes vasculaires, ou trachéophytes, possèdent un système circulatoire constitué de vaisseaux qui conduisent les fluides de la terre aux différentes parties du corps végétal ; elles sont ainsi adaptées à la vie subaérienne. Elles possèdent, pour la plupart, des racines, une tige ou un tronc, des feuilles et des tissus ligneux. L'origine des plantes vasculaires est encore douteuse : les plus anciennes que nous connaissons appartiennent aux psilophytales, représentées aujourd'hui par peu de formes. Les psilophytales furent, au contraire, particulièrement répandues durant le Dévonien, bien qu'elles remontent, pour les plus anciennes, au Silurien supérieur. Elles n'avaient pas de racines à proprement parler ; la fonction de celles-ci était assumée par la tige souterraine. Sur le dessin de droite, deux psilophytales reconstituées : *Rhynia,* du Dévonien, dépourvue de feuilles, et *Asteroxylon,* avec des tiges aériennes porteuses de petites feuilles. Les fougères primitives étaient déjà présentes également au Dénovien : ainsi *Archaeopteris* (à droite), qui dominera les forêts du Carbonifère avec les lycopodiales et les équisétales. Sur la photographie de gauche, une fougère fossile du Carbonifère.



Les premiers vertébrés

Les vertébrés comprennent tous les animaux pourvus d'un squelette interne composé d'os différents, c'est-à-dire : les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères ; ils firent leur apparition à l'Ordovicien. Même incomplets, les premiers restes ayant appartenu à des animaux de cette famille datent de cette période. On sait très peu de chose sur les coutumes et sur l'exacte morphologie de ces vertébrés primitifs, mais il est certain qu'ils appartenaient aux agnathes, poissons dépourvus de mâchoires ; leurs restes se retrouvent pendant l'Ordovicien et une grande partie du Silurien. De ce groupe dérivèrent ensuite les actuels cyclostomes, les lamproies. Les agnathes primitifs étaient des animaux peu communs : de taille souvent plutôt petite (une trentaine de centimètres en moyenne), ils étaient presque tous couverts de nombreuses plaques osseuses. Grâce à ces plaques, qui se sont conservées dans les roches sédimentaires, nous pouvons connaître ces poissons, d'autant que leur squelette, lui, composé de cartilages comme celui des squales actuels et non pas d'os calcifiés proprement dit, avait peu de chances de se fossiliser. À cause de leur absence de mâchoires, il est fort improbable que ces poissons se soient nourris d'autres animaux ou de plantes aquatiques ; d'après la forme de leur squelette et celle de leur crâne, il semble que la majeure partie d'entre eux aient été adaptés à vivre sur les fonds vaseux, filtrant les sédiments à la recherche des particules organiques dont ils se nourrissaient. Certains, toutefois, nageaient sans doute, et se nourrissaient du plancton en suspension dans l'eau, même si leur aptitude à la nage était faible, puisqu'ils étaient dépourvus de véritables nageoires comme celles des poissons plus évolués. Les agnathes ne furent jamais très répandus et connurent une période de rapide déclin à partir du Dévonien, en concomitance avec la diffusion des premiers poissons dotés de mâchoires, les placodermes.

Vertébré primitif fouisseur
Amphioxus
Tuniciers
Cordés évolués
Vers
Tuniciers anciens
à larves nageantes
Ptérobranches
Echinodermes
primitifs

Origine des vertébrés
Le problème de l'origine des vertébrés est, encore aujourd'hui, une énigme incomplètement résolue. Il existait toutefois des animaux aux caractéristiques intermédiaires entre celles des vertébrés et celles des invertébrés, munis d'une « corde » centrale (ou notocorde) faite de matière organique gélatineuse, comme dans les embryons des vertébrés. Ces animaux, réunis dans le groupe des céphalocordés, comme l'*Amphioxus*, n'ont presque pas de restes fossiles propres à documenter leur évolution, puisqu'ils ne comportaient pas de parties dures susceptibles de se conserver. En comparant entre elles les diverses structures, il est cependant possible de restituer hypothétiquement le schéma évolutif qui conduit aux vertébrés : le dessin ci-contre illustre l'un des schémas évolutifs possibles pour ce groupe d'animaux, qui les fait descendre d'un ancêtre supposé, fouisseur et sédentaire. Sur la photographie en haut à gauche, *Gemuendina stuertzi*, un placoderme du Dévonien.



Évolution des vertébrés
Selon une des hypothèses les plus récentes, le chemin de l'évolution vers les vertébrés passe par le groupe des échinodermes, et plus précisément par le groupe exclusivement paléozoïque des calcicordés, répandu au Cambrien et au Dévonien. Certaines formes larvaires des échinodermes sont à leur tour très semblables à celles des animaux vermiformes pourvus d'une esquisse de notocorde, les stomocordés, qui comprennent le balanoglosse actuellement vivant et les graptolithes fossiles. L'étape suivante pour les stomocordés est représentée par les tuniciers (les ascidies) puis par les céphalocordés. Tous ces groupes présentent des caractéristiques de plus en plus proches de celles des vertébrés ; cela fait supposer que, même si l'on manque de témoignages fossiles, ces animaux sont les maillons de la chaîne évolutive aboutissant aux premiers vertébrés, les poissons agnathes. Sur la photographie ci-dessus, *Drepanaspis*, un agnathe du Dévonien.

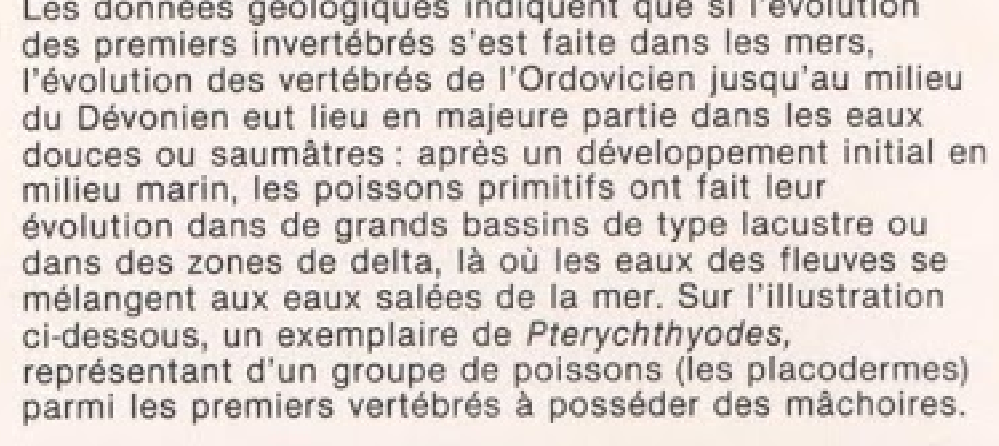
Une mer du Dévonien

Le dessin ci-contre reconstitue une mer de la période dévonienne, peuplée de deux types de poissons, les uns sans mâchoires; les autres, plus évolués, avec. Les poissons agnathes sont facilement reconnaissables par leur cuirasse de la zone céphalique, que n'ont pas les poissons dotés de mâchoires, à l'exception des placodermes. On reconnaît, sur le fond, *Cephalaspis* et *Drepanaspis,* formes adaptées à filtrer la vase des fonds marins; *Pteraspis* et *Hemicyclaspis* semblent mieux adaptés à une nage active. *Climatius,* poisson acanthodien, pourvu de mâchoires, à l'aspect squaliforme, est figuré en action de chasse.

1. *Pteraspis.*
2. *Climatius.*
3. *Thelodus.*
4. *Hemicyclaspis.*
5. *Cephalaspis.*
6. *Pteraspis.*
7. *Eurypterus.*
8. *Drepanaspis.*

Crustacés géants

Dans les mers du Paléozoïque vécurent des crustacés à l'allure tout à fait extraordinaire, classés aujourd'hui comme gigantostracés. Cette classe d'arthropodes a donné naissance à des formes spectaculaires pour les grandes dimensions atteintes par quelques individus, qui arrivèrent à dépasser 3 mètres de longueur. Ils possédaient une carapace robuste, et l'on pense qu'ils furent d'actifs prédateurs des poissons primitifs dépourvus de mâchoires. Mais, à en juger d'après les témoignages fossiles, ils furent à leur tour chassés par des poissons plus évolués pourvus de mâchoires. Les gigantostracés (ci-dessous, un exemplaire d'euryptéridé) sont considérés comme les ancêtres directs des premiers arthropodes qui ont peuplé les terres émergées, en particulier des scorpions.



Le développement des vertébrés en eau douce

Les données géologiques indiquent que si l'évolution des premiers invertébrés s'est faite dans les mers, l'évolution des vertébrés de l'Ordovicien jusqu'au milieu du Dévonien eut lieu en majeure partie dans les eaux douces ou saumâtres : après un développement initial en milieu marin, les poissons primitifs ont fait leur évolution dans de grands bassins de type lacustre ou dans des zones de delta, là où les eaux des fleuves se mélangent aux eaux salées de la mer. Sur l'illustration ci-dessous, un exemplaire de *Pterychthyodes,* représentant d'un groupe de poissons (les placodermes) parmi les premiers vertébrés à posséder des mâchoires.







Les poissons cuirassés

Au Silurien supérieur eut lieu un événement important dans l'histoire de l'évolution des vertébrés : l'arrivée des premiers poissons pourvus de mâchoires véritables, les acanthodiens. C'étaient des poissons semblables aux squales actuels, avec une grosse arête centrale soutenant toutes les nageoires ; ils avaient de grands yeux et de petits organes olfactifs, et étaient sans doute des prédateurs actifs et voraces, contrairement aux agnathes contemporains, mangeurs de vase. L'acquisition de véritables mâchoires et l'accroissement des possibilités alimentaires qui en découla permirent à ces poissons d'occuper un grand nombre de niches écologiques qui étaient interdites aux poissons primitifs. Ces derniers, dépourvus de mâchoires, avaient d'autre part des possibilités limitées d'évolution, qui ne donnèrent pas d'autres formes spécialisées pour filtrer la vase des fonds marins, ou adaptées à une vie de type parasitaire comme les actuelles lamproies. Le développement des mâchoires entraîna, au contraire, un prodigieux accroissement des capacités de recherche et de prise de nourriture, avec toutes les adaptations consécutives. Parmi les premiers poissons ainsi équipés, la sous-classe qui engendra les formes les plus spectaculaires fut celle des placodermes. Répandus à partir de la période dévonienne et disparus à la période suivante (Carbonifère), les placodermes sont plus connus sous le nom de « poissons cuirassés », à cause des curieuses armures, formées de nombreuses plaques osseuses de formes diverses, qui recouvraient la partie antérieure de leur corps.

Formes curieuses
Un groupe particulièrement curieux de poissons placodermes est celui des stégosélaciens. Ils présentent, en effet, un aspect extérieur qui rappelle celui des raies actuelles, comme *Gemuendina* (croquis ci-dessus : vue de face ; croquis ci-dessous : vue de dessus). *Gemuendina* était aplatie de manière caractéristique, avec une tête très large et un corps fuselé muni d'une paire de nageoires très amples qui lui donnaient précisément l'aspect d'une raie actuelle ; *Gemuendina* a vécu exclusivement au Dévonien.



Les placodermes
Les placodermes descendent très probablement directement des agnathes. Ils appartiennent presque exclusivement à la période dévonienne et donnèrent vraisemblablement naissance aux chondrichthyens, c'est-à-dire aux premiers poissons cartilagineux comme les squales actuels, et aux ostéichthyens, poissons à squelette ossifié. Le nom de « placodermes » est dû à la présence chez de nombreux individus d'une armure complexe sur la tête et sur la partie antérieure du corps ; cette cuirasse rappelle, par sa position, celle des agnathes les plus primitifs, les ostracodermes, mais elle est faite de plaques plus petites et plus nombreuses. Le reste du corps pouvait être couvert d'écailles ou bien nu, comme chez *Bothriolepis*, dont la cuirasse est visible sur la photographie de gauche ; on remarquera également les deux appendices pectoraux cuirassés.

1 2 3 4 5 6 7

POISSONS
1. *Diplacanthus.*
2. *Dinichtys.*
3. *Thelodus.*
4. *Pteraspis.*
5. *Drepanaspis.*
6. *Bothriolepis.*

ARTHROPODES
7. *Eurypteris.*

Dans les mers du Paléozoïque
Le croquis ci-dessus reconstitue une mer du Paléozoïque ; on y a figuré, outre un crustacé géant du type des gigantostracés, quelques formes de poissons agnathes et un *Bothriolepis,* tous vivant au voisinage du fond, cependant que des poissons plus évolués nagent activement : les deux poissons squaliformes aux nageoires épineuses sont des acanthodiens, groupe exclusivement paléozoïque dont on connaît peu de chose ; le poisson le plus grand est un *Dinichtys,* terrible prédateur du Dévonien supérieur.

Les poissons primitifs
Le dessin ci-dessous schématise la phylogenèse probable des poissons primitifs. À gauche sont indiqués les groupes encore vivants, de bas en haut : les lamproies, les squales, les dipneustes et le latimeria, unique survivant des cœlacanthes. À droite, l'évolution des ostracodermes conduit aux placodermes puis à deux groupes importants de poissons osseux : les actinoptérygiens, à partir desquels se développèrent les poissons modernes, et les crossoptérygiens, qui donnèrent naissance aux premiers vertébrés ayant peuplé les terres émergées : les amphibiens.

Phylogenèse des poissons primitifs

Latimeria

Crossoptérygiens

Dipneustes

Actinoptérygiens

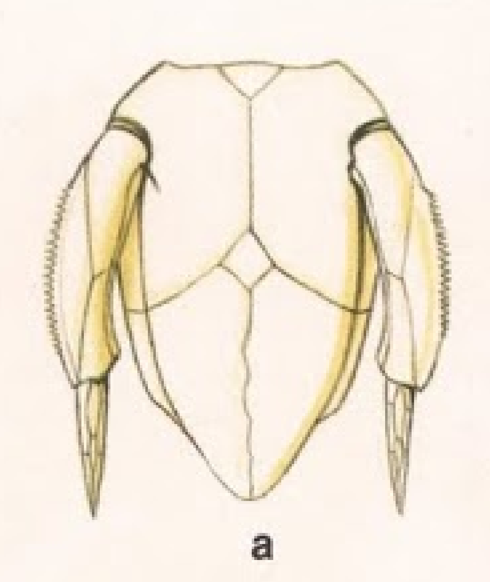
Squales

Placodermes

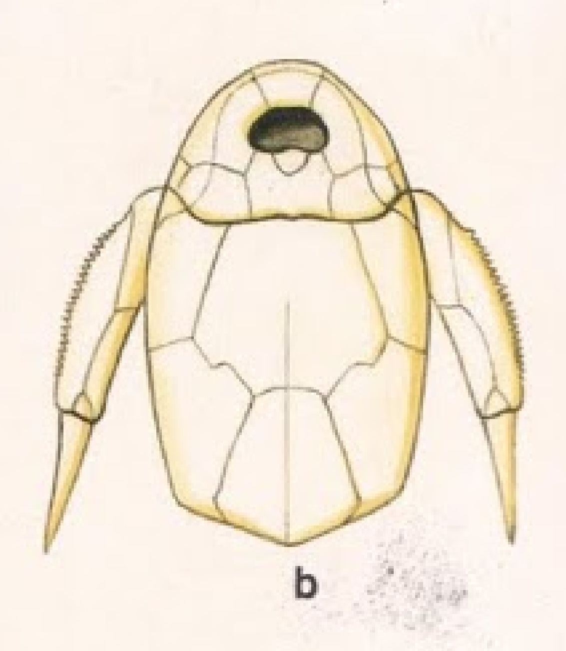
Lamproies

Ostracodermes

Un placoderme de l'Amérique septentrionale
Bothriolepis est un petit placoderme qui a vécu en Amérique septentrionale au Dévonien supérieur : les individus les plus grands atteignaient les 30 centimètres. Il possédait les yeux en position très rapprochée sur le haut de la tête ; les narines étaient situées entre les yeux, tandis que la bouche se trouvait en position ventrale. Un tel ensemble de particularités permet de penser que *Bothriolepis* vivait probablement sur le fond des lacs comme les ostracodermes dont il évoque la forme. Les croquis montrent le schéma de la cuirasse vue de dessus (a) et de dessous (b).



a



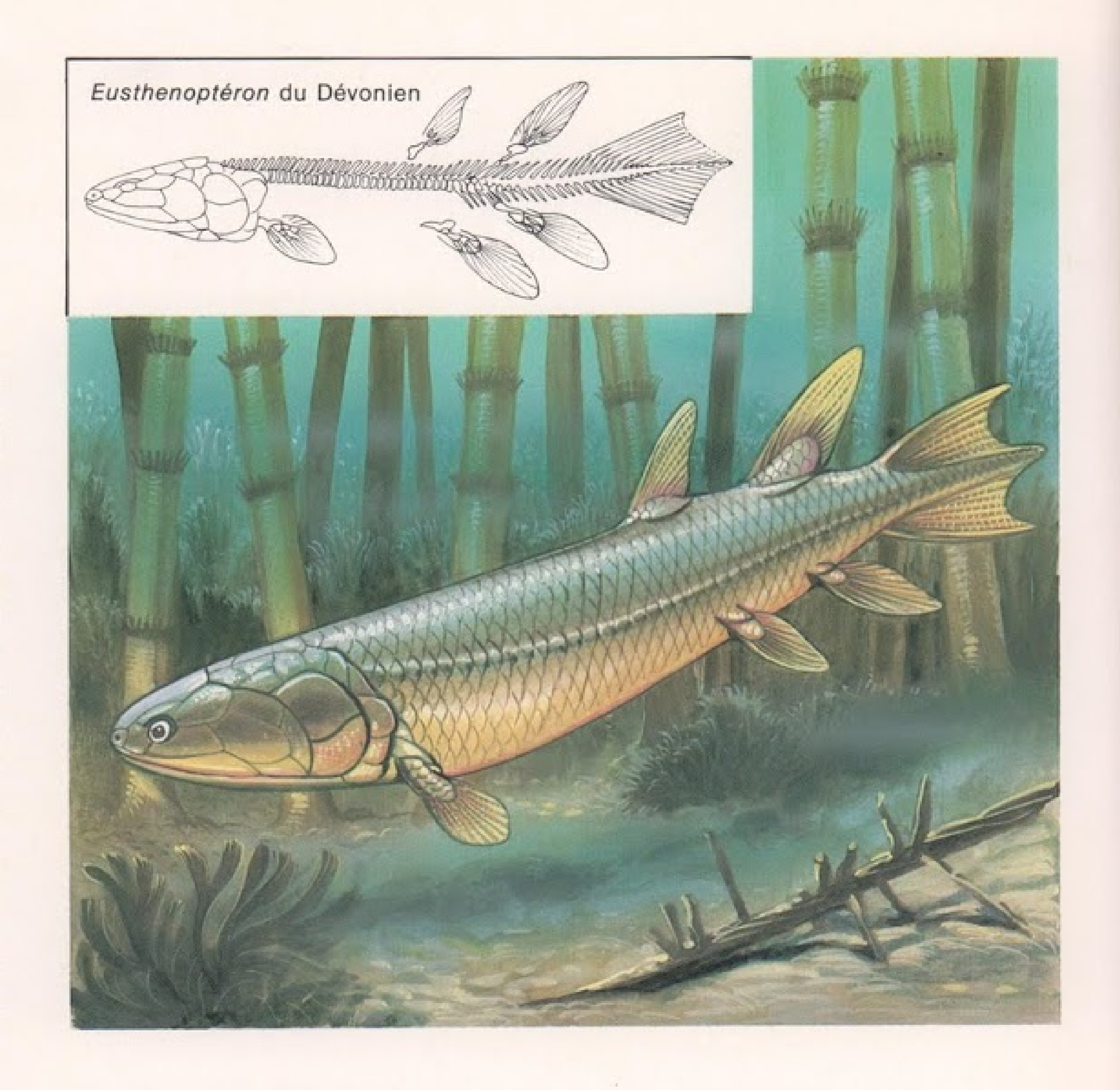
b

Un prédateur des mers du Dévonien
Le *Dinichtys* (dessin ci-contre) fut véritablement le dominateur des mers au Dévonien supérieur. Il atteignait une dizaine de mètres de longueur et possédait de fortes mâchoires équipées de larges plaques coupantes, ce qui en faisait un redoutable prédateur.

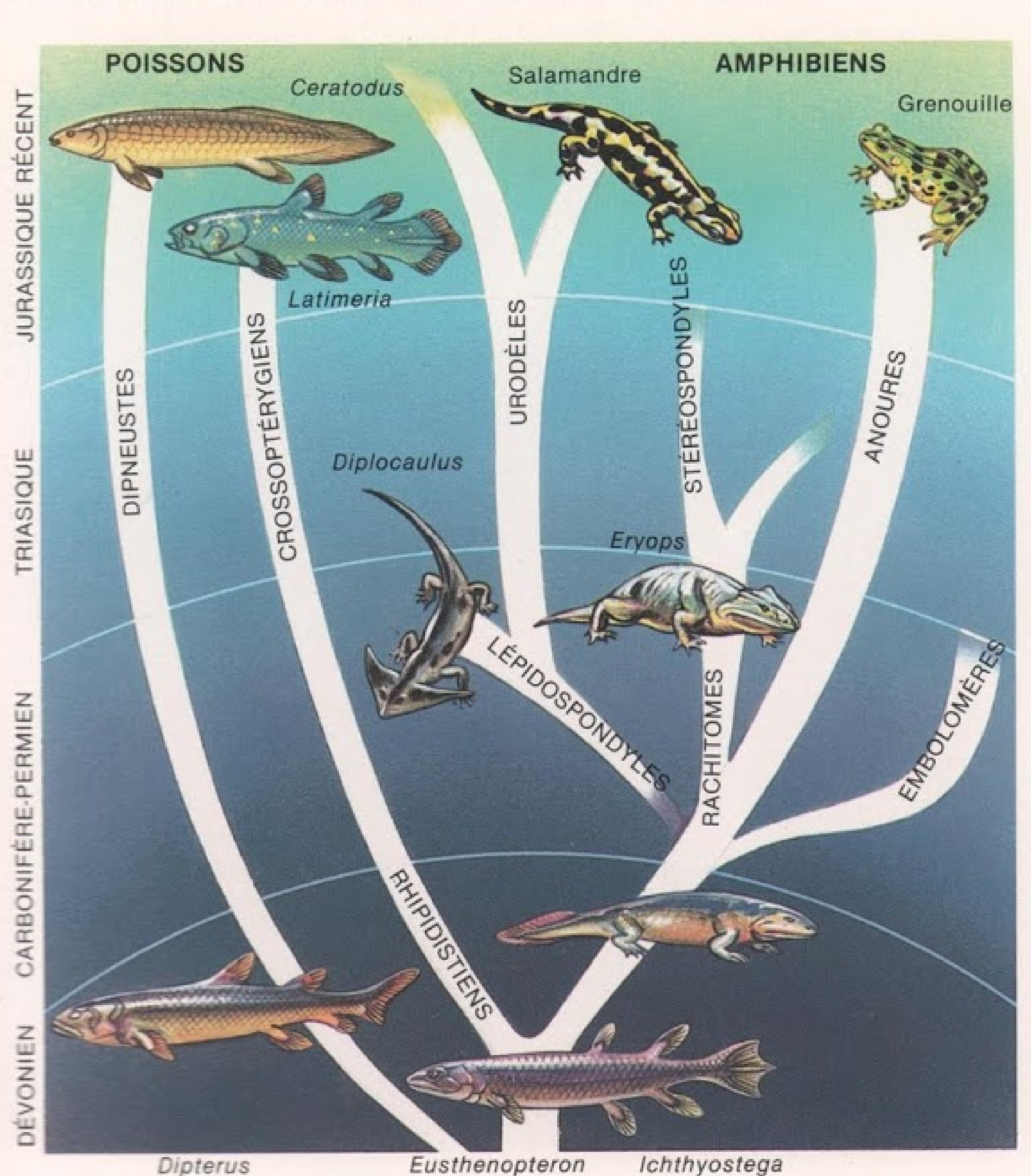


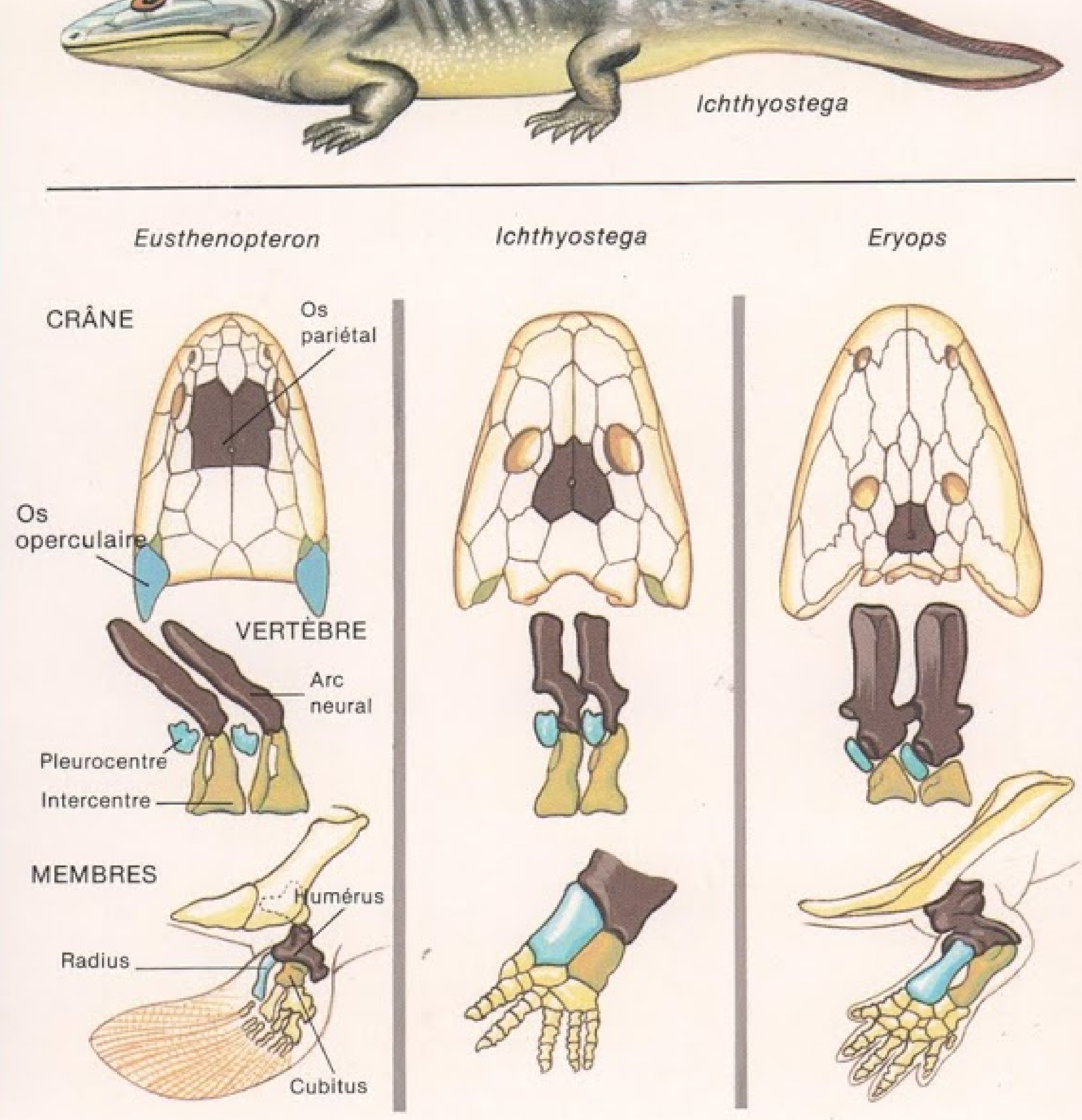
L'origine des amphibiens

L'apparition des premiers vertébrés sur les terres émergées fut peut-être consécutive à une série de changements géographiques et climatiques ; à la suite de ces changements, un groupe de poissons vivant auparavant dans des bassins d'eau douce évolua vers des formes dotées de membres et aptes à la respiration aérienne : les premiers amphibiens. Au Dévonien, après la période de formation des montagnes, connue sous le nom d'« orogenèse calédonienne », un climat de type continental s'installa sur les terres émergées, avec des variations de température journalière et saisonnière très prononcées. Le niveau des eaux dans les fleuves et les bassins d'eau douce était également soumis à de fortes variations, entraînant parfois un complet assèchement. Dans les bassins dont le niveau allait en s'abaissant se créaient ainsi des conditions d'asphyxie, par la pullulation excessive des organismes vivants : de nombreux animaux mouraient, dont les restes contribuaient ensuite à aggraver les conditions ambiantes. Dans une telle situation, seuls pourraient survivre les animaux capables de respirer l'oxygène non seulement dans l'eau mais aussi, à l'occasion, dans l'air, et qui auraient la faculté de se déplacer à travers les terres émergées à la recherche de bassins où les conditions seraient plus favorables. Une telle adaptation est encore aujourd'hui celle des dipneustes, poissons pourvus de poumons qui vivent en Afrique, en Australie et en Amérique du Sud : pendant les périodes de sécheresse, ces poissons s'enfouissent dans la vase et survivent dans un cocon de mucus sécrété par la peau, dans l'attente du retour de l'eau. Les premiers amphibiens tirèrent leur origine d'un autre groupe de poissons, celui des rhipidistiens, voisins de l'actuel cœlacanthe *Latimeria :* ils possédaient des nageoires adaptées également au déplacement sur terre et des poumons développés à partir de la vessie natatoire ; le plus ancien représentant en est l'*Ichthyostega,* animal qui mélange les caractéristiques des poissons à celles des amphibiens. On peut donc dire, paradoxalement, que les vertébrés ont appris à vivre hors de l'eau pour pouvoir continuer à vivre dans l'eau...



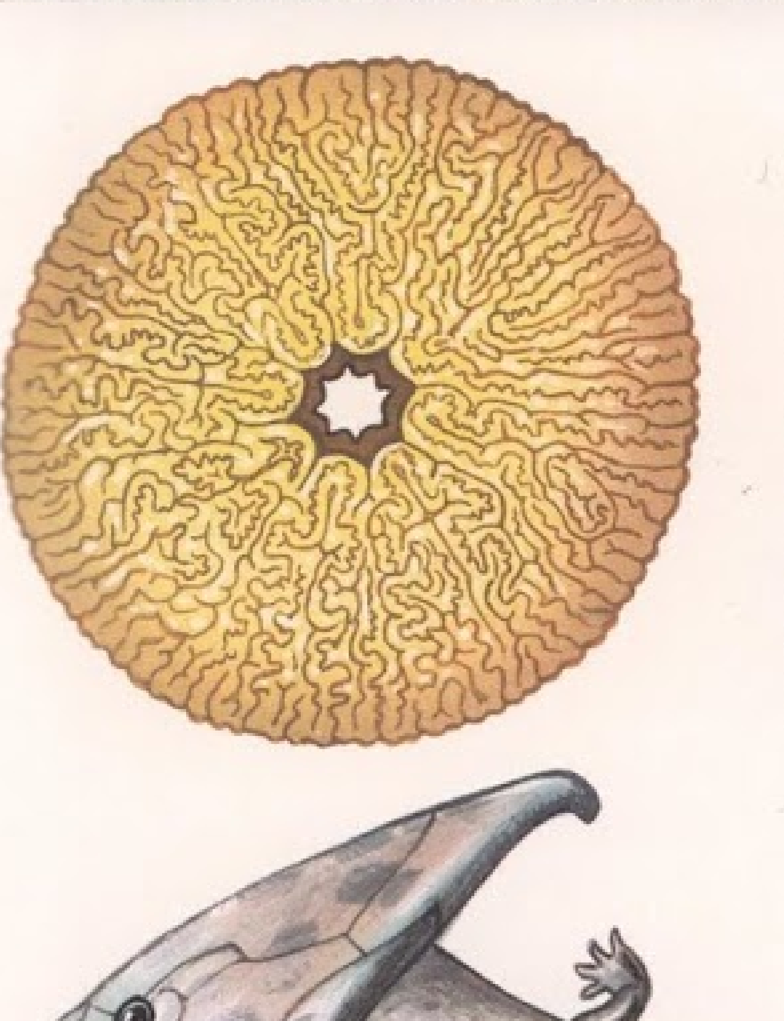
Du poisson à l'amphibien
La comparaison entre la structure d'un poisson dévonien, l'*Eusthenopteron* (dessin ci-dessus), et celle des amphibiens a permis d'établir avec certitude que ces derniers descendent des poissons crossoptérygiens du groupe des rhipidistiens. Le squelette de l'*Ichthyostega*, un amphibien primitif, et celui de l'*Eusthenopteron* présentent en effet de nombreuses analogies ; ils possèdent la même disposition des os du crâne, avec la seule différence que, chez l'*Ichthyostega,* les os pariétaux sont en retrait et les os des ouïes ont disparus. Mais la conformation des vertèbres est analogue : arc neural, intercentre développé, pleurocentre réduit. La structure des membres est également très semblable : plus développés chez un amphibien, ils sont déjà très complexes chez un poisson comme l'*Eusthenopteron,* où l'on peut distinguer les os typiques des membres des tétrapodes. Analogies et différences sont schématisées sur les dessins ci-dessous qui comparent certaines particularités de l'*Eusthenopteron,* de l'*Ichthyostega* et de l'*Eryops,* un véritable amphibien.







Les rhipidistiens
Les poissons crossoptérygiens du groupe des rhipidistiens sont considérés comme les antécédents directs des amphibiens en raison de leur structure squelettique. Les paléontologues en ont été convaincus lorsqu'ils ont découvert chez ces poissons la présence de la « choane », une ouverture qui met en communication les narines et la gueule. La choane est une caractéristique exclusive des tétrapodes et n'est attestée chez aucun poisson à l'exception des rhipidistiens. Sur la photographie de gauche, un rhipidistien primitif, *Gyroptychius*, du Dévonien écossais.



La dent labyrinthodonte
Une autre preuve en faveur de la filiation crossoptérygiens-amphibiens est apportée par la structure caractéristique des dents de ces deux groupes. En effet, les poissons crossoptérygiens et beaucoup d'amphibiens primitifs ont des dents typiques, de forme conique, et donnant en section un dessin compliqué de labyrinthe (dessin à gauche) auquel ils doivent le nom de « labyrinthodontes ». Ce type particulier de structure est dû aux nombreuses interpénétrations des deux substances qui composent la dent : émail et dentine.

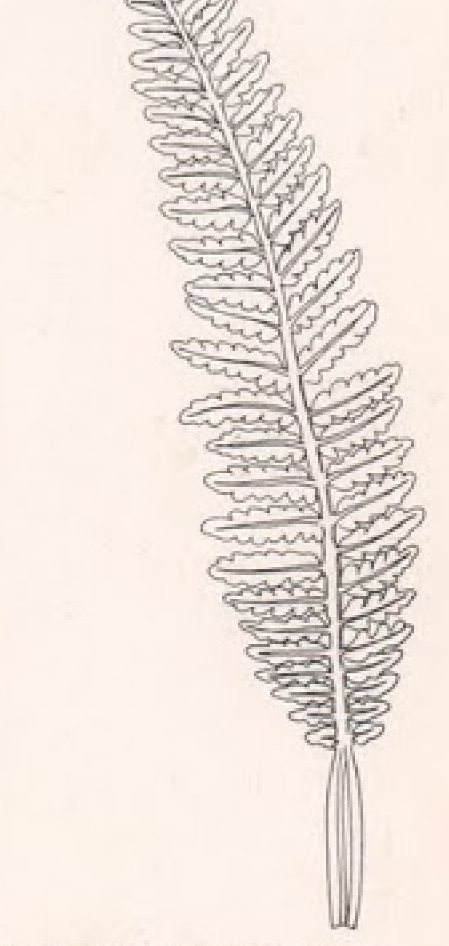


Un amphibien de l'Amérique du Nord
Diplocaulus est un amphibien qui a vécu en Amérique du Nord durant le Carbonifère inférieur et le Permien supérieur. Sa tête offre un très curieux aspect triangulaire, à cause de l'allongement postérieur et latéral de certains os du crâne. Long d'environ 60 centimètres, il possédait de petits membres avec quatre doigts aux pattes antérieures et cinq aux pattes postérieures. Mauvais nageur, il vivait sur le fond des bassins en se nourrissant de plantes et d'insectes.

Diffusion des amphibiens
Les amphibiens connurent une remarquable diffusion au Paléozoïque supérieur, donnant naissance à de nombreux groupes. Parmi les ultimes amphibiens du groupe des labyrinthodontes, disparus entre le Permien et le Triasique, on trouve les plus grands individus qui aient jamais vécu, comme le *Mastodonsaurus* : son seul crâne mesurait plus de 1 mètre. Les labyrinthodontes font partie des amphibiens aspidospondyles dont les vertèbres, avant l'ossification, passaient par un stade cartilagineux ; les grenouilles et les crapauds font partie de ce groupe. Sur la photographie ci-contre : une grenouille du Tertiaire espagnol.

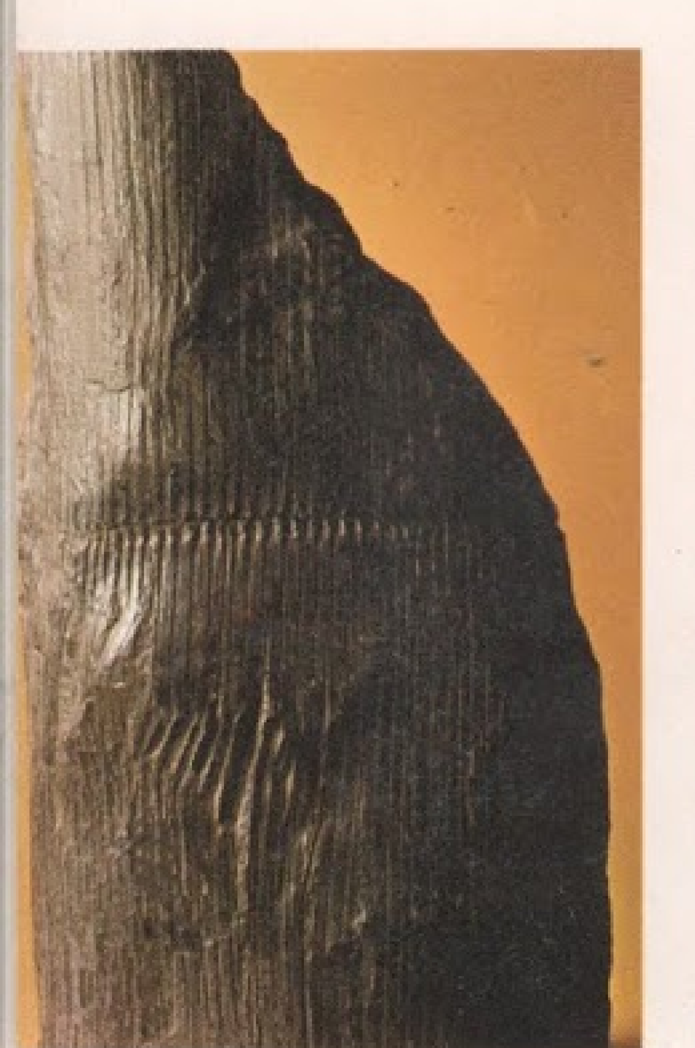


Les fougères
Dans les forêts du Carbonifère, les ptéridophytes dominaient; elles comprenaient aussi bien des groupes complètement disparus aujourd'hui, comme les psilophytes, que des groupes encore attestés de nos jours, avec moins de variétés que jadis, comme les fougères. Sur la



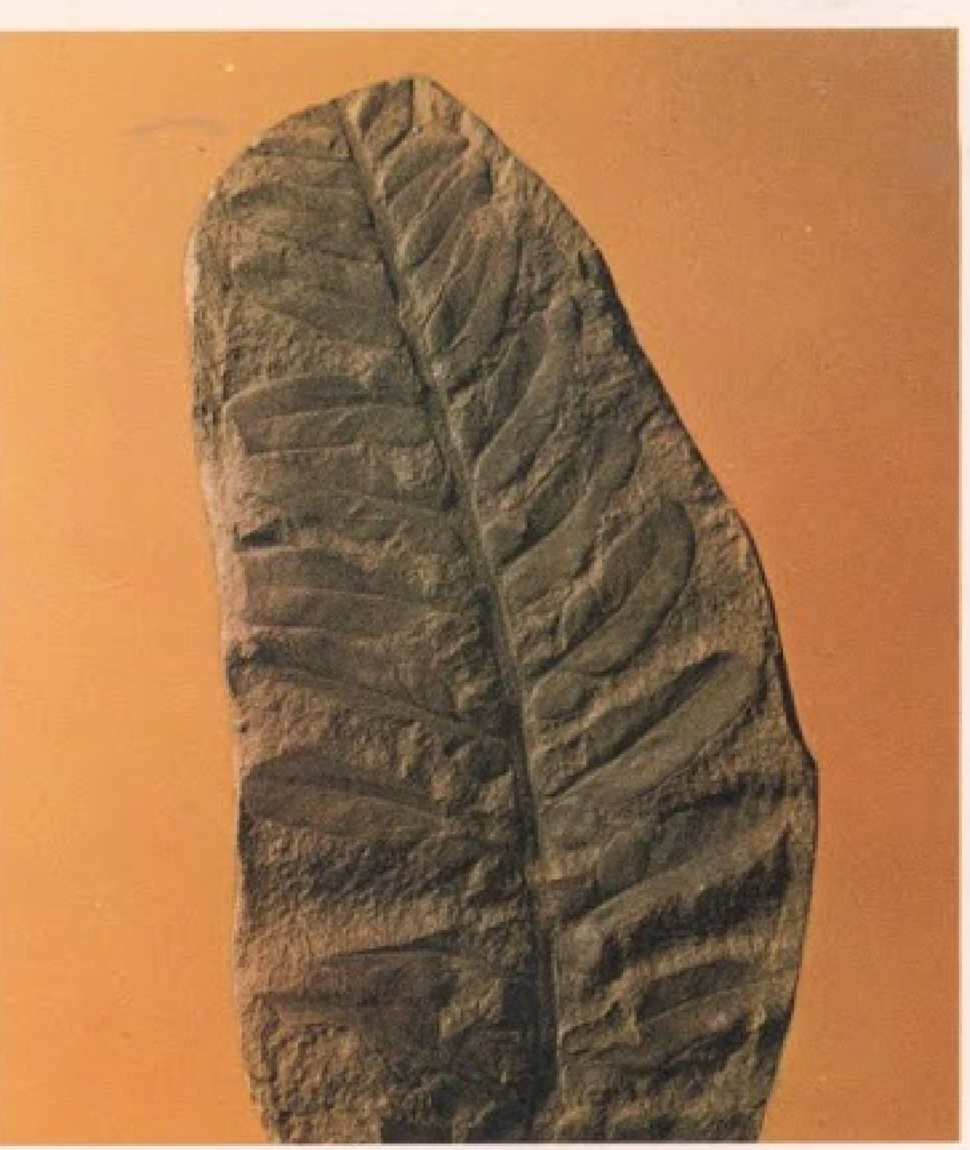


photographie ci-dessus, une fougère du Carbonifère.
Les fougères étaient alors attestées sous un grand nombre de formes; leurs feuilles rappelaient celles des fougères actuelles, mais il existait aussi des fougères arborescentes. À gauche, reconstitution de la *Neuropteris gigantea*; ci-dessus, reconstitution de la *Neuropteris heterophylla*.



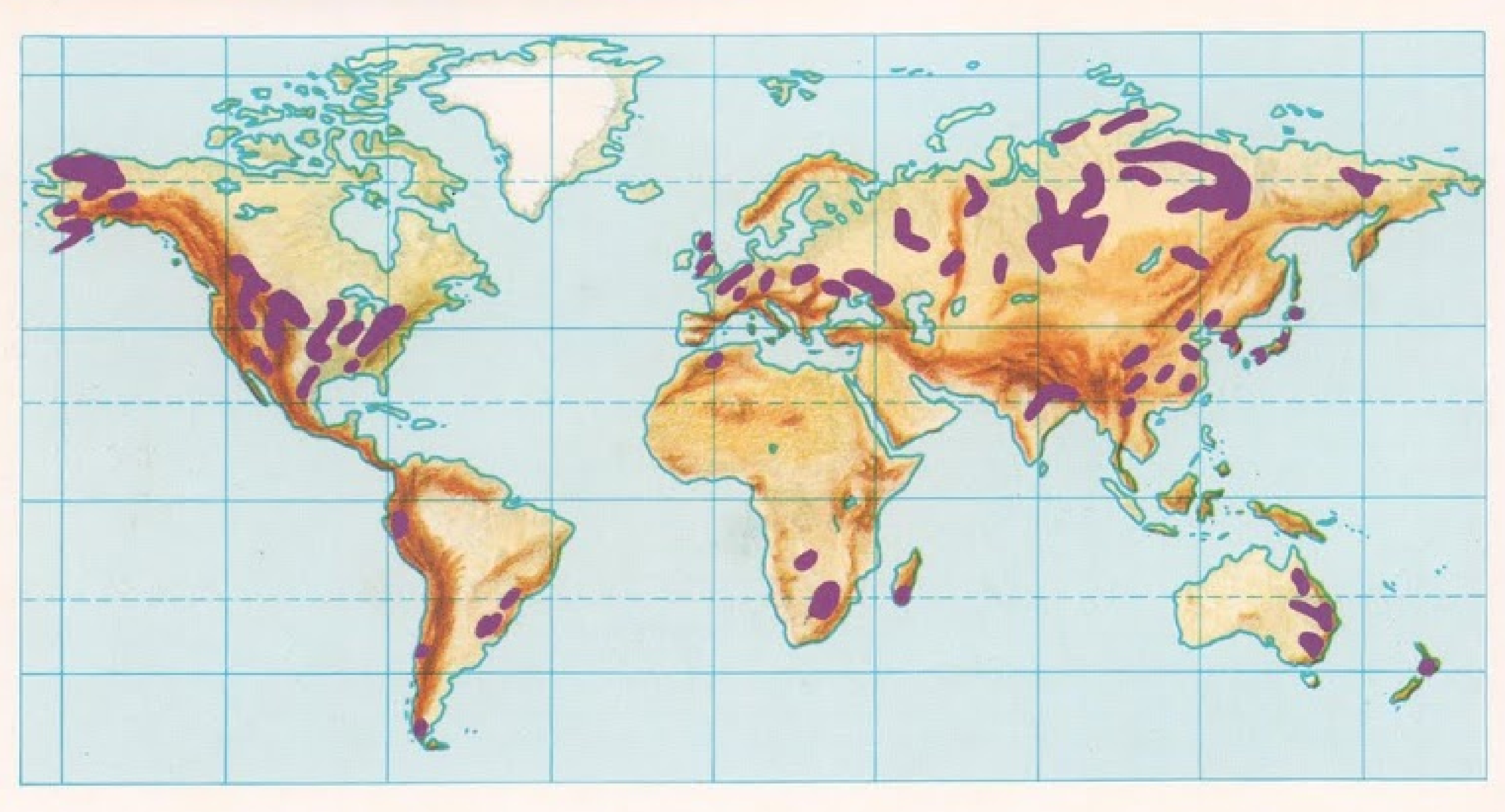
Les ptéridophytes
Les groupes de ptéridophytes, qui eurent la plus grande importance dans la formation des gisements de charbon, furent d'une part les lycophytes, comme *Sigillaria* et *Lepidodendron* : atteignant 30 mètres de hauteur, leur tige, un véritable tronc, était recouverte de petites feuilles qui laissaient en tombant des cicatrices foliaires caractéristiques; d'autre part les sphénophytes, comme *Calamites* (photographie à gauche), dont ne survit que le seul genre *Equisetum*.
Carte ci-contre : principaux gisements carbonifères du monde.





Les forêts carbonifères

Les végétaux commencèrent à coloniser les terres émergées à partir du Silurien supérieur, avec un groupe de ptéridophytes, les psilophytes, plantes de dimensions modestes constituées d'une tige souterraine dépourvue de racines, qui donnait naissance à des tiges aériennes verticales. Au Dévonien, tandis que s'éteignaient les psilophytes, d'autres ptéridophytes apparaissaient : lycopodiales, équisétales et fougères, qui constituèrent les premières forêts; elles atteignirent un développement énorme à la période suivante. Durant le Carbonifère, en effet, des événements géologiques importants



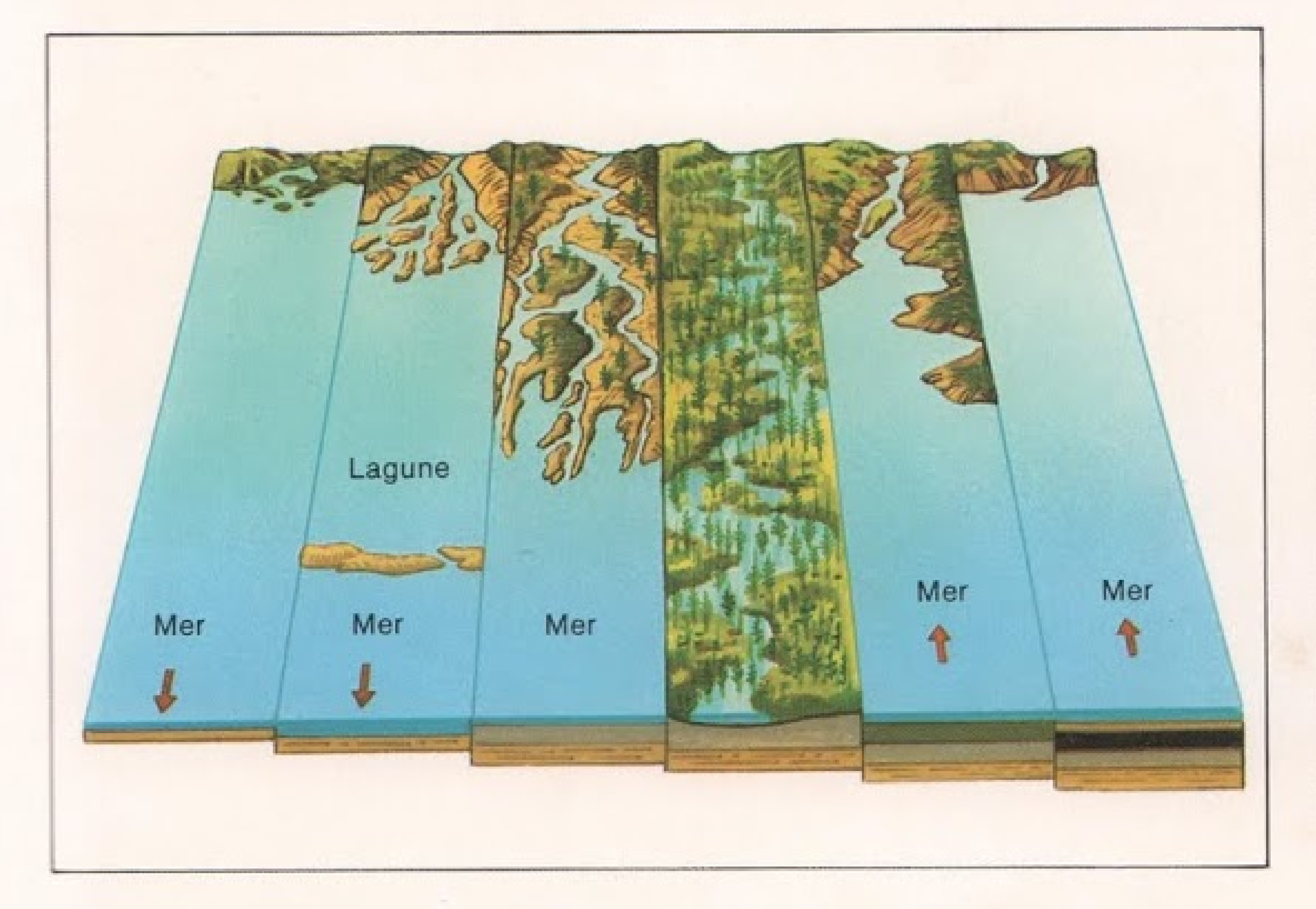


Les forêts

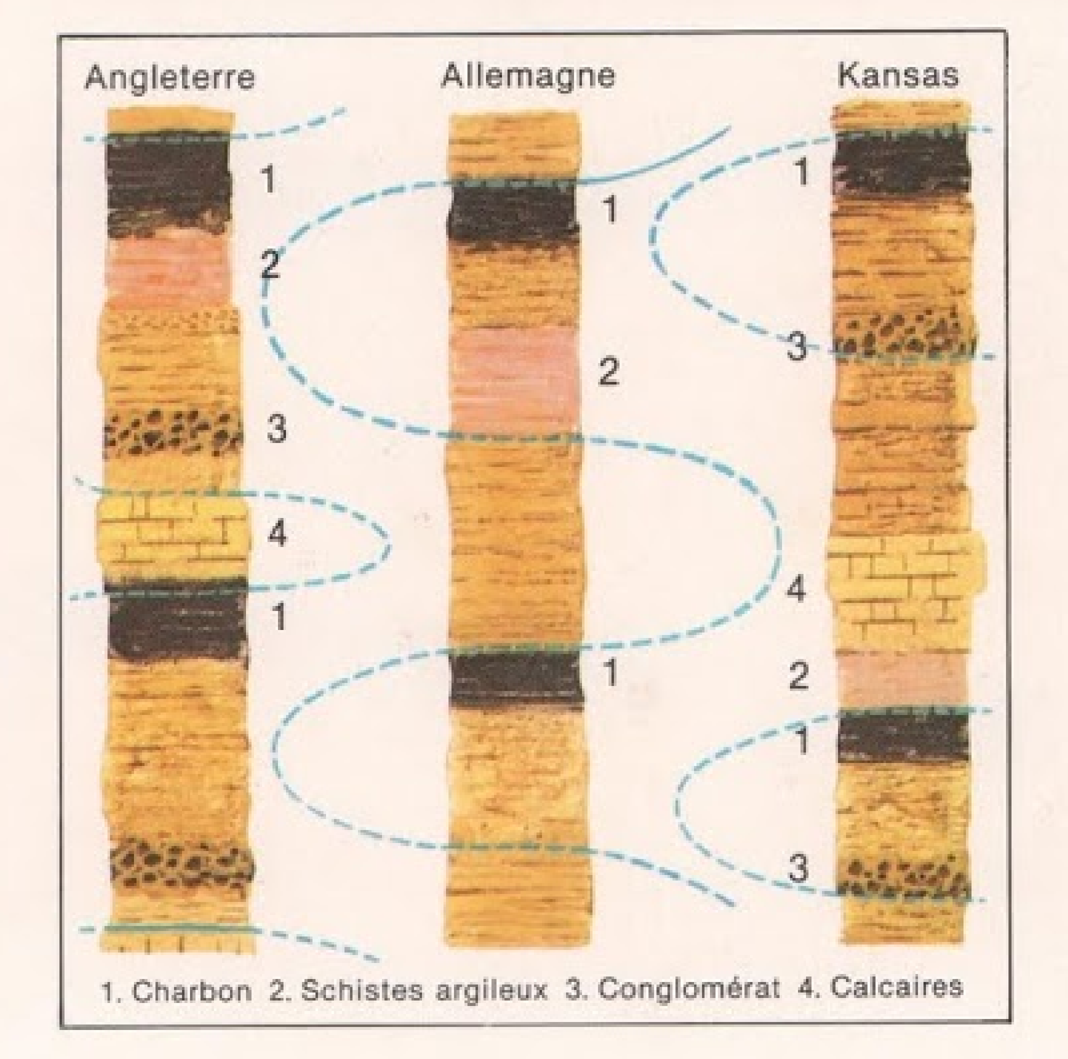
La reconstitution ci-contre représente une luxuriante forêt carbonifère. On peut y distinguer une grande variété de plantes : cordaïtales **(1)**, sigillaires **(2)**, lepidodendrons **(3)**, équisetums **(4)**, fougères **(5)**, lycopodiales **(6)**, *Calamites* **(7)** et fougères arborescentes **(8)**. L'insecte qui vole sur la gauche est une libellule géante caractéristique *(Meganeura)* : elle pouvait atteindre une envergure de 70 centimètres. L'énorme expansion des forêts au Carbonifère supérieur a entraîné, durant cette période, la formation de la plupart des gisements de charbon du monde entier; ces gisements ont eu une importance capitale comme source d'énergie pour la naissance et le développement de la civilisation industrielle. On les exploite par des galeries aménagées dans le sous-sol, ou dans des mines à ciel ouvert, comme celle de la photo ci-dessous.

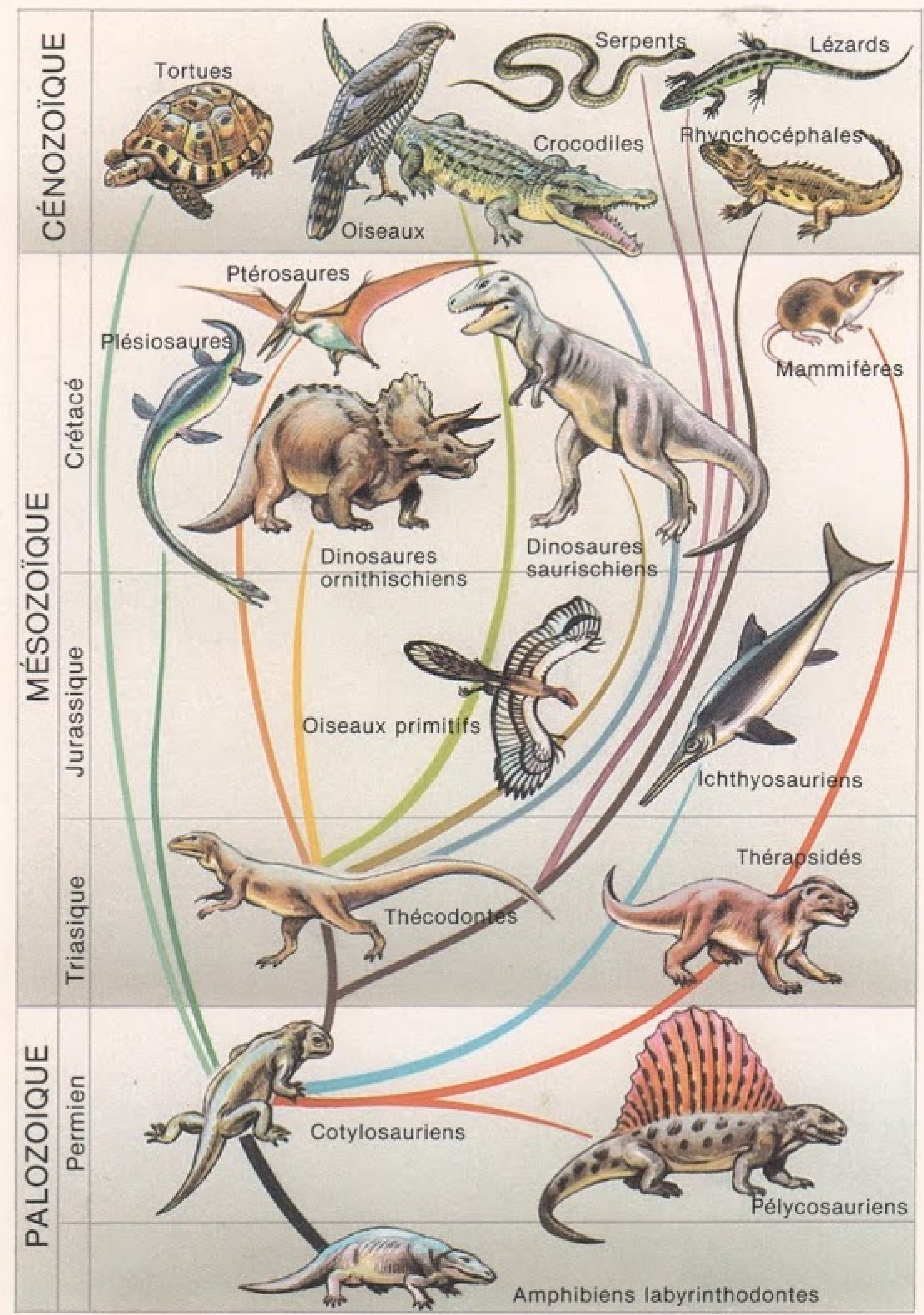


se produisirent : sous le nom de « cycle orogénétique hercynien », ils aboutirent à la formation de chaînes montagneuses en Afrique du Nord, en Europe et en Amérique du Nord. Au Mississippien (la première des deux phases « américaines » du Carbonifère), des mers étendues couvraient les boucliers continentaux ; le climat était varié, avec des régions au climat pluvieux, des régions arides et des régions froides qui connaissaient de véritables glaciations. Au Pennsylvanien (deuxième phase « américaine » du Carbonifère), les mers se retirèrent et le climat changea pour devenir chaud et humide. Des forêts tropicales étendues et de vastes marécages recouvrirent alors en partie les continents émergés et, dans cette végétation luxuriante, la vie connut un essor remarquable : nombreux sont, en effet, les restes fossiles qui indiquent la variété et la profusion des formes de vie subaérienne à cette époque. On relève, parmi les invertébrés, les arachnides, les myriapodes, les insectes, ainsi que les lamellibranches et les crustacés d'eau douce. Un grand nombre d'amphibiens de petites dimensions vivaient dans les marais, et l'un de ces groupes, celui des labyrinthodontes, donna naissance, à la période carbonifère, aux premiers reptiles. Les forêts de cette époque étaient composées d'une exceptionnelle variété de plantes : parmi les ptéridophytes, les lycopodiales et les sphénophytes atteignaient jusqu'à 30 mètres de hauteur, tandis que les fougères prenaient également des proportions gigantesques. Les ptéridospermaphytes (cordaïtales et ginkgoales) et les gymnospermes cycadophytes, premières plantes supérieures à graines, abondaient également.



Les dépôts carbonifères
La formation des gisements de charbon peut être schématisée comme sur le croquis de gauche : le delta d'un fleuve dépose dans une zone de dépression côtière des sédiments argileux et sableux; sur la plaine ainsi formée se développe une forêt qui dépose des strates de charbons fossiles. Puis la mer envahit de nouveau les terres émergées, inaugurant un nouveau cycle; la succession des roches ainsi produites, illustrée sur le croquis de droite, se retrouve dans les gisements du monde entier.

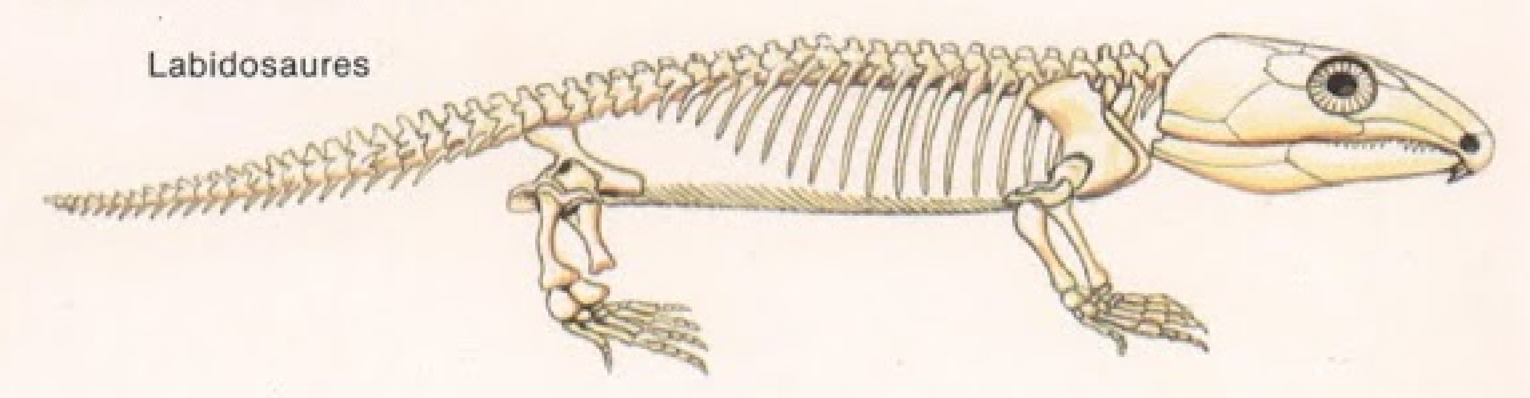




L'origine des reptiles

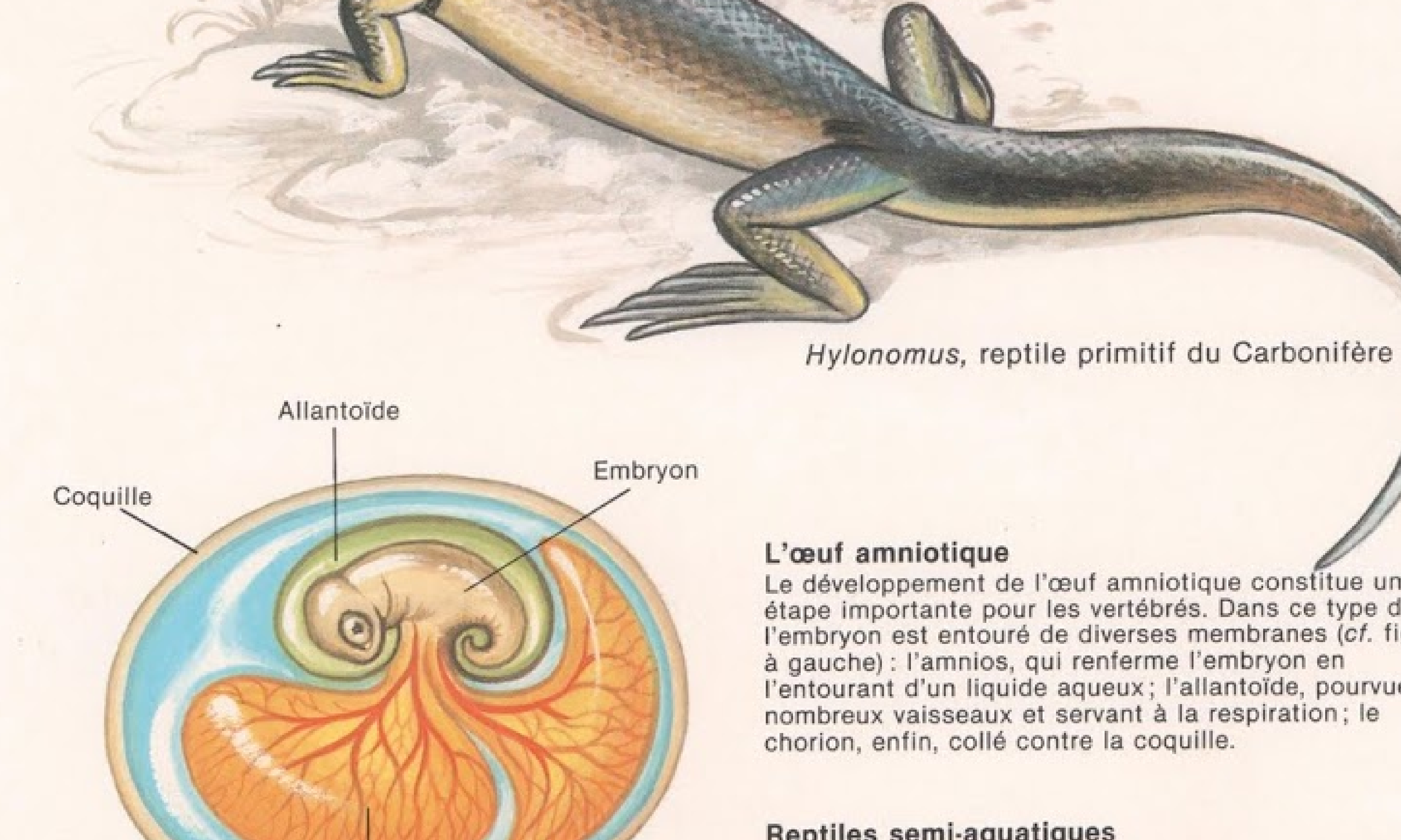
Le fait donnant définitivement aux vertébrés la possibilité de conquérir les immenses espaces émergés se produisit au Carbonifère. Ces espaces étaient, en effet, à la disposition des premiers animaux qui réussiraient à s'arracher irrévocablement au milieu aquatique. Or, cela n'était pas possible aux amphibiens qui étaient liés à ce milieu pour deux raisons : d'une part la reproduction, puisque les œufs devaient être pondus dans l'eau ; d'autre part, leur propre survie, puisqu'ils n'avaient pas de peau imperméable et qu'ils étaient donc menacés de déshydratation. Ajoutons qu'ils se déplaçaient généralement mieux dans l'eau que sur la terre ferme. Mais un groupe d'amphibiens labyrinthodontes donna naissance, au Carbonifère, à des animaux qui avaient la possibilité de pondre un œuf amniotique permettant à l'embryon de croître et de se développer aussi hors de l'eau : les premiers reptiles. Ces derniers se développaient directement à partir de l'œuf, sans passer par un état larvaire ni posséder de branchies à aucun moment de leur évolution ; ils avaient, en outre, un épiderme épais et corné, formé d'écailles. Les reptiles les plus primitifs possédaient même des membres plus fonctionnels sur la terre ferme que ceux des amphibiens labyrinthodontes.

Les premiers reptiles
Les premiers reptiles furent les cotylosauriens. Ils apparurent au Carbonifère supérieur et conservaient quelques-unes des caractéristiques des amphibiens labyrinthodontes, en particulier dans le type du crâne : compact et dépourvu de fosses temporales, il était semblable à celui des actuelles tortues, qui dérivent directement de ces antiques reptiles. Des cotylosauriens descendirent par la suite les autres reptiles, comme le montre le schéma de gauche. Ci-dessous, *Labidosaurus,* un cotylosaurien du Permien.



Mi-amphibiens, mi-reptiles

Les amphibiens anthracosauriens comportent un groupe d'individus significatifs pour la connaissance de l'évolution des vertébrés : le sous-ordre des seymouriamorphes. Il comprend un certain nombre de labyrinthodontes très évolués, dont le plus connu est le genre *Seymouria* (photographie à gauche), et qui ont un squelette où se mêlent les caractères typiques des reptiles et ceux des amphibiens.
Les seymouriamorphes ont vécu au Permien, à un moment où les reptiles étaient déjà bien développés et très répandus. Ce ne sont pas des organismes de transition entre les amphibiens et les reptiles, mais les descendants directs d'organismes de transition encore inconnus.



Hylonomus, reptile primitif du Carbonifère

Formes intermédiaires

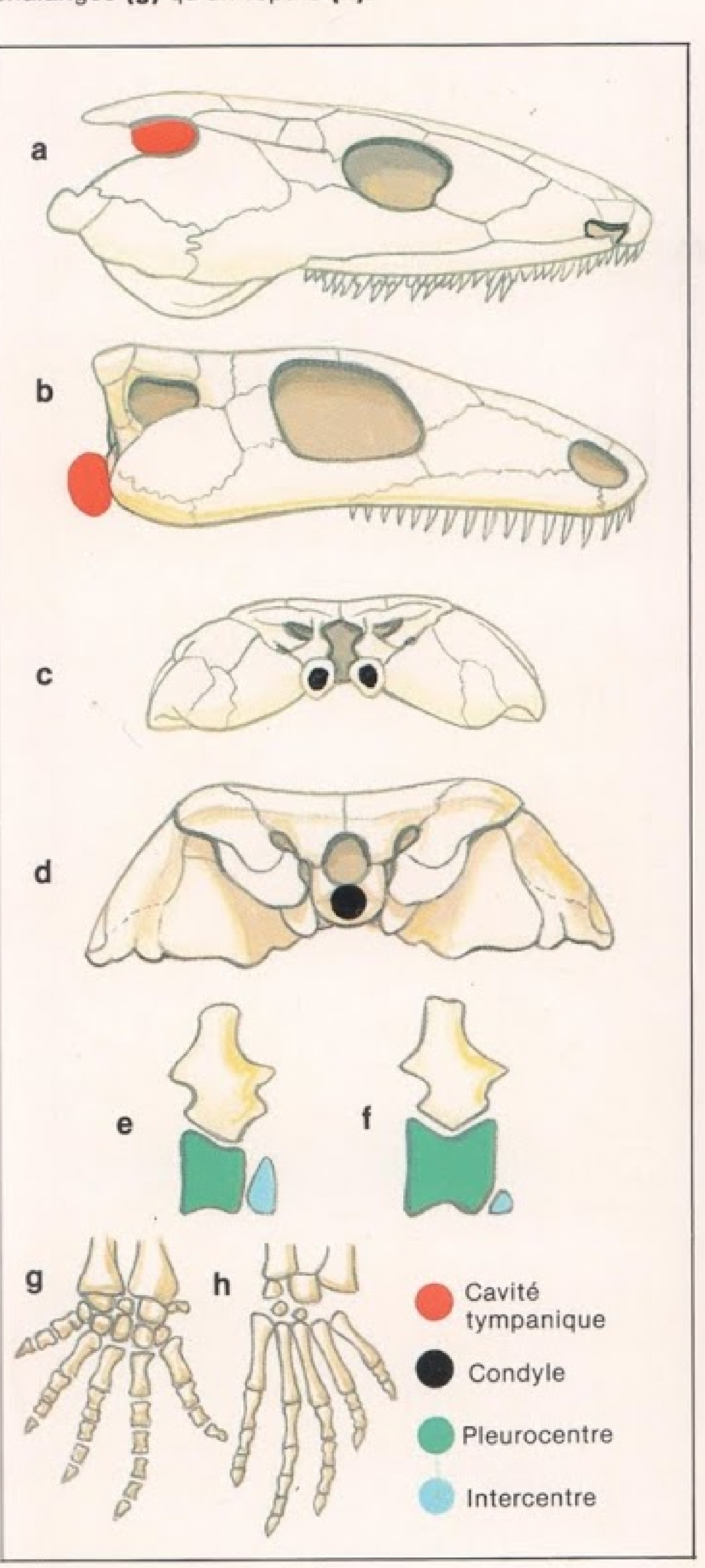
Il est fort simple de distinguer si un animal est un reptile ou un amphibien : ces deux classes possèdent aujourd'hui des caractéristiques bien distinctes aussi bien dans leurs tissus mous que dans leurs squelettes. Mais la distinction est plus difficile pour quelques individus fossiles, comme le *Seymouria :* ce dernier présente, en effet, un mélange des caractéristiques amphibiennes et reptiliennes qui en font une forme intermédiaire entre les deux classes. Le schéma ci-dessous montre comment le crâne de *Seymouria* possède une cavité tympanique d'amphibien **(a),** qui, chez les reptiles, se trouve placée **(b)** au-dessus de l'articulation des mâchoires ; mais, comme les reptiles, le *Seymouria* n'a qu'un seul condyle occipital **(c)** tandis que les amphibiens en ont deux **(d) ;** ses vertèbres ont le pleurocentre plus développé que l'intercentre **(e)** comme chez les reptiles **(f) ;** enfin, il a autant de phalanges **(g)** qu'un reptile **(h).**

L'œuf amniotique

Le développement de l'œuf amniotique constitue une étape importante pour les vertébrés. Dans ce type d'œuf, l'embryon est entouré de diverses membranes (*cf.* figure à gauche) : l'amnios, qui renferme l'embryon en l'entourant d'un liquide aqueux ; l'allantoïde, pourvue de nombreux vaisseaux et servant à la respiration ; le chorion, enfin, collé contre la coquille.

Reptiles semi-aquatiques

Bien que l'œuf amniotique eût permis aux reptiles de s'arracher au milieu aquatique, nombre d'entre eux continuèrent à être liés à ce milieu, comme *Limnosaurus* (photographie ci-dessous), reptile carnivore semi-aquatique du Permien.

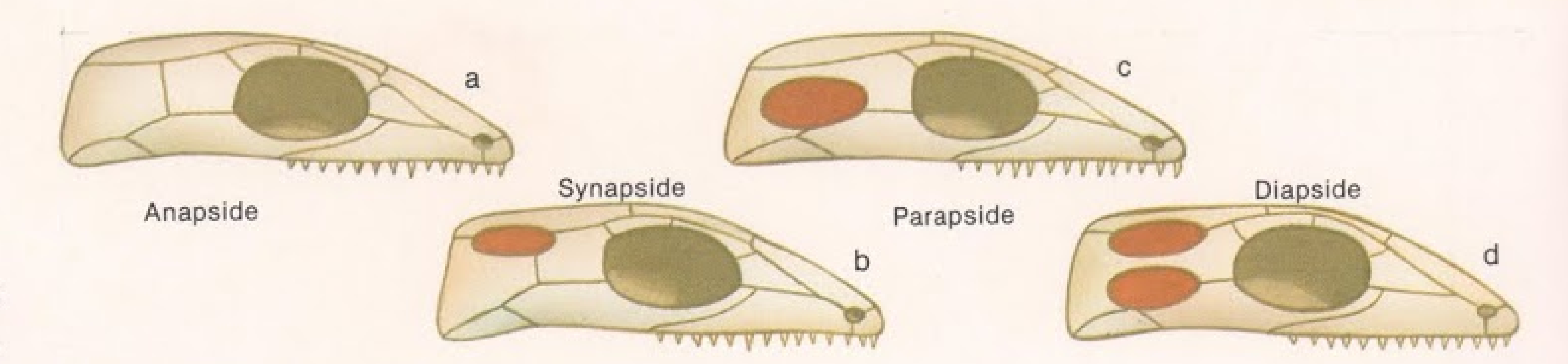




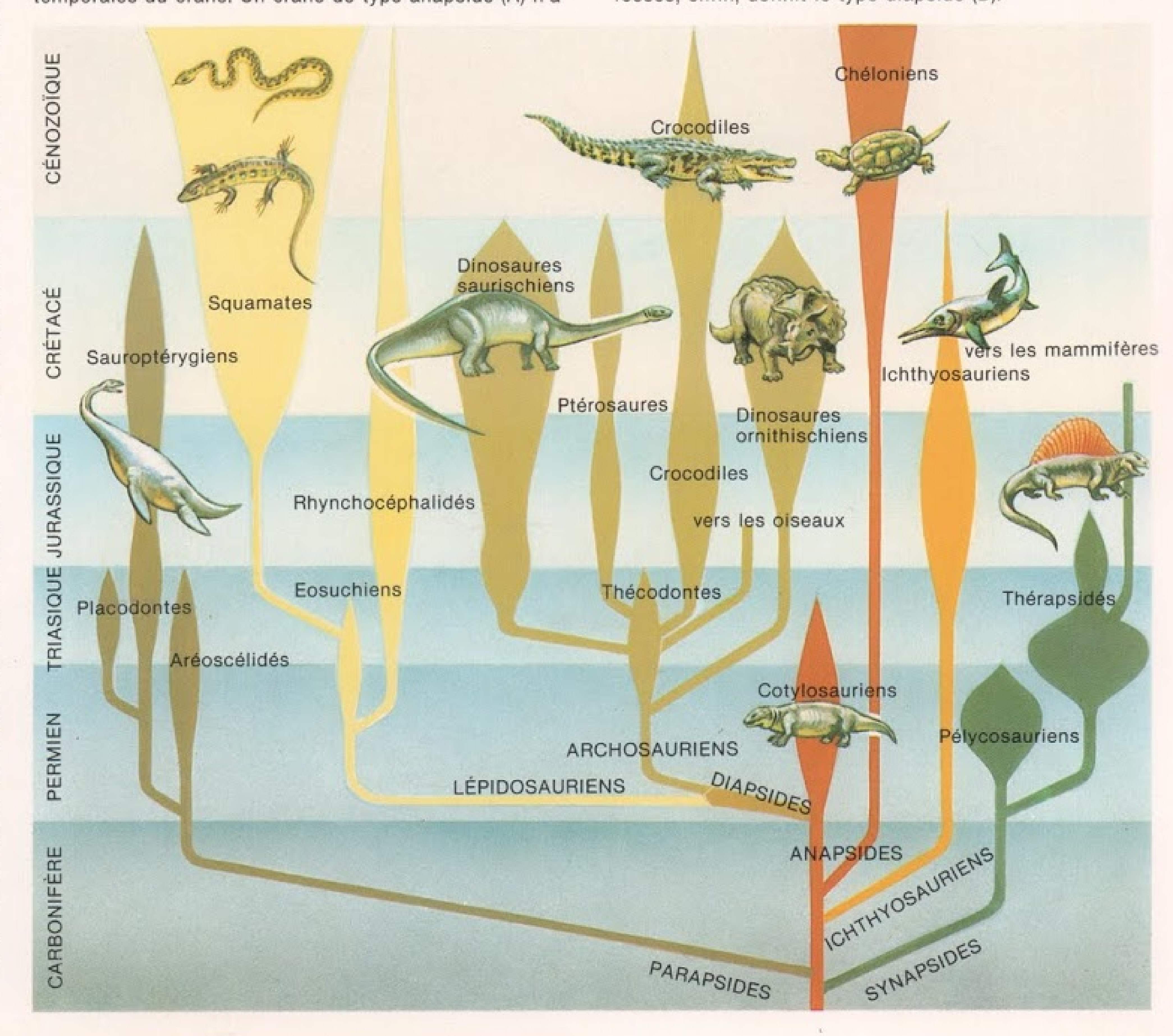
L'évolution des reptiles

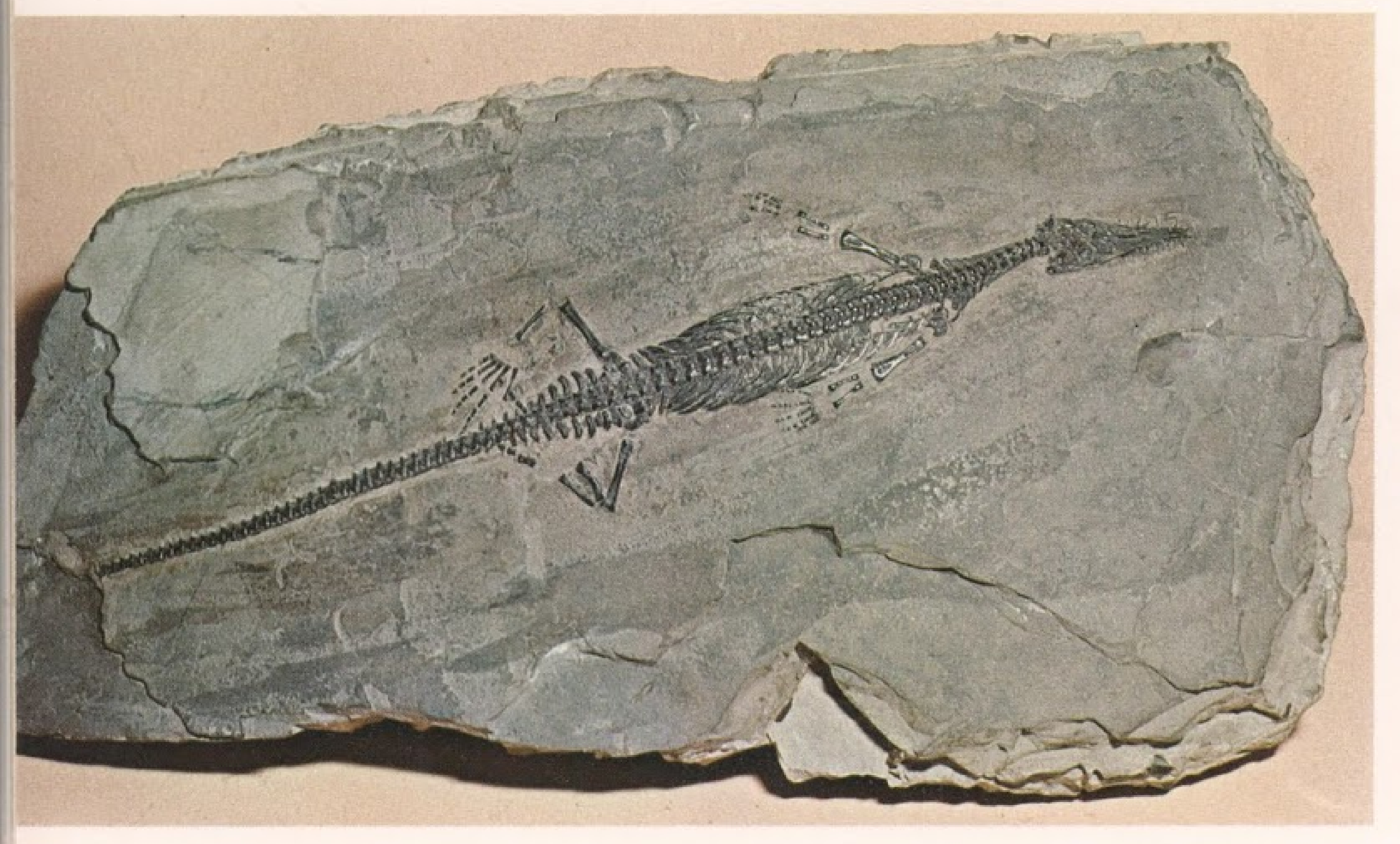
Le succès des nouveaux vertébrés apparus au Carbonifère, qui pondaient un œuf amniotique, fut très rapide et spectaculaire. En effet, à partir des cotylosauriens, avatars des amphibiens labyrinthodontes, des groupes de reptiles plus évolués se développèrent très vite (à l'échelle chronologique de ces époques) et vécurent côte à côte avec les cotylosauriens primitifs. L'évolution des reptiles au Paléozoïque supérieur fut si rapide que l'on parle couramment de « radiation évolutive » ou d'« explosion » pour indiquer précisément l'apparition, en un temps très bref, de groupes différenciés et de plus en plus spécialisés. Les reptiles commencèrent alors la conquête de toutes les niches écologiques accessibles aux vertébrés supérieurs, et finirent par dominer les airs (avec les ptérosauriens), les mers (avec les plésiosaures et les ichthyosaures) et les terres émergées (avec les dinosaures) ; ils caractérisèrent à ce point l'ère mésozoïque qu'elle est également dénommée l'« ère des reptiles ».

De ces grands groupes de reptiles du Paléozoïque et du Mésozoïque, il ne reste actuellement que bien peu de survivants : les parapsides s'éteignirent au Crétacé ; les lépidosauriens sont aujourd'hui représentés par les squamates (lézards et serpents) ; des archosauriens, maîtres des terres émergées avec les dinosaures, ne subsistent que les crocodiles. Le groupe le plus archaïque, celui des anapsides, survit encore grâce aux chéloniens (tortues marines et terrestres), qui sont ainsi les reptiles les plus primitifs parmi ceux qui vivent de nos jours. Les synapsides, enfin, eurent un rôle de premier plan dans l'histoire de l'évolution des vertébrés : par l'intermédiaire des reptiles mammaliens, ils donnèrent en effet naissance aux premiers mammifères véritables.



Classification des reptiles
La classification des grands groupes de reptiles est encore aujourd'hui un objet de controverses entre les savants. Un critère de classification très utilisé est celui qui se fonde sur la position et le nombre des ouvertures temporales du crâne. Un crâne de type anapside (A) n'a pas de fosse temporale ; un crâne avec une fosse temporale au-dessous de la ligne de suture de l'os postorbital détermine le type synapside (B) ; une fosse temporale au-dessus de cette ligne caractérise les parapsides (C) ; la présence simultanée de ces deux fosses, enfin, définit le type diapside (D).





Les mésosaures
Parmi les reptiles synapsidiens, les mésosaures méritent assurément une place de choix à la période permienne. Citons dans ce groupe le *Mesosaurus* (photographie à gauche) et le *Stereosternum*. L'origine des mésosaures présente encore actuellement des côtés obscurs : selon certains savants, c'est avec le groupe des reptiles pélycosauriens qu'ils ont le plus d'affinités ; ces synapsides primitifs sont apparus au Carbonifère supérieur. Les mésosaures étaient effectivement de petite taille pour la plupart, atteignant parfois 1 mètre de longueur, et ils possédaient un corps semblable à celui des lézards : leurs mâchoires étaient très développées et munies de nombreuses dents aiguës, preuve tangible de leur capacité à se nourrir de poissons. Ils étaient, en outre, dotés d'une longue queue apte à fournir la possibilité de nager activement et il semble, à cet effet, que leurs membres, étant donné leur structure particulière, aient été palmés.
L'intérêt plus général que présentent les mésosaures réside dans leur milieu de vie et dans leur distribution géographique : d'après les caractéristiques des roches dans lesquelles on les retrouve, ils furent des reptiles d'eau douce habitant les lacs sud-américains et sud-africains. Ces reptiles habitant les eaux douces n'auraient pas pu traverser les océans : ce fut une des preuves paléontologiques que l'Allemand Wegener utilisa pour soutenir l'hypothèse selon laquelle les deux continents ont été unis à un certain moment, puis se sont éloignés l'un de l'autre par la suite.



Les pélycosauriens

Dans le cours de l'évolution des reptiles, nous trouvons un groupe très important, apparu au Carbonifère et appartenant aux synapsides primitifs : celui des pélycosauriens. Ils vivaient en même temps que l'ancêtre du grand groupe de reptiles auquel appartiennent les dinosaures : le *Petrolacosaurus*. Ce dernier était un animal insectivore grand comme un lézard, adapté à la vie forestière (dessin ci-dessous).
À la fin du Carbonifère, les synapsides connurent un succès étonnant et une radiation évolutive toute particulière. On trouve au Permien les sphénacodontes du type *Dimetrodon :* muni d'une grande crête qui forme voile, long de 3,50 mètres, de structure massive, c'est un végérarien (illustration ci-contre). On pense que la grande crête dorsale aurait servi à réguler la température intérieure du corps. Cette structure est interprétée par certains paléontologues comme une première étape vers le « sang chaud ». Les premiers « paramammifères » apparurent beaucoup plus tard seulement, à la fin du Permien.



Petrolacosaurus



Dimetrodon

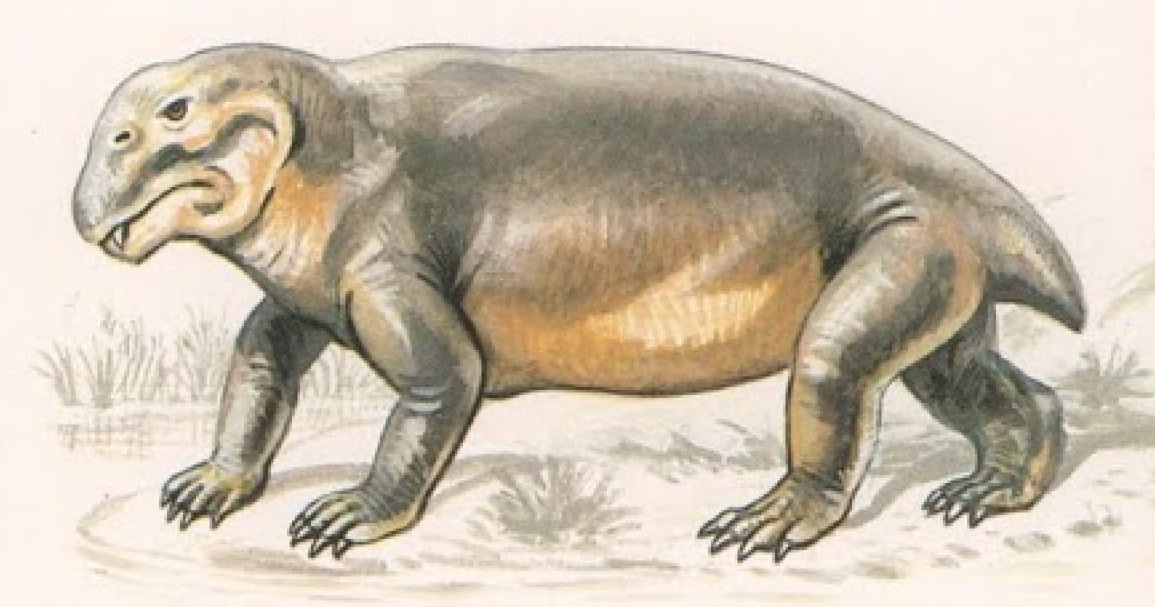
Lystrosaurus

Les reptiles mammaliens

Les deux reconstitutions ci-contre représentent, à droite, un végétarien gigantesque de structure massive, le *Moscops*, dont dérivèrent les dicynodontes comme le *Lystrosaurus*, figuré à gauche. Ce dernier possédait des dents déjà différenciées et deux crocs aigus : mais ceux-ci sont encore détachés, comme chez les reptiles.



Moscops





Les synapsidiens

Les premiers synapsidiens avaient un crâne allongé et muni de dents très nombreuses pour interdire toute fuite à la proie capturée; c'était plutôt une sorte de grille qu'un appareil masticatoire proprement dit. Par la suite, pour pouvoir se nourrir d'autres petits reptiles présents dans les plaines, les dimensions des mandibules diminuèrent, devenant moins longues et plus fortes; pourvues de moins de dents, elles se garnirent, en revanche, de dents antérieures longues et affûtées, pour mieux frapper et accrocher la proie.
Leur crâne également devint plus robuste et le voile du palais se développa à l'intérieur de la gueule, séparant les voies respiratoires des voies digestives : cela permettait aux synapsidiens de respirer facilement même quand ils mangeaient.
Les deux photographies à gauche et à droite illustrent deux crânes typiques de synapsidiens, du Permien d'Afrique du Sud.





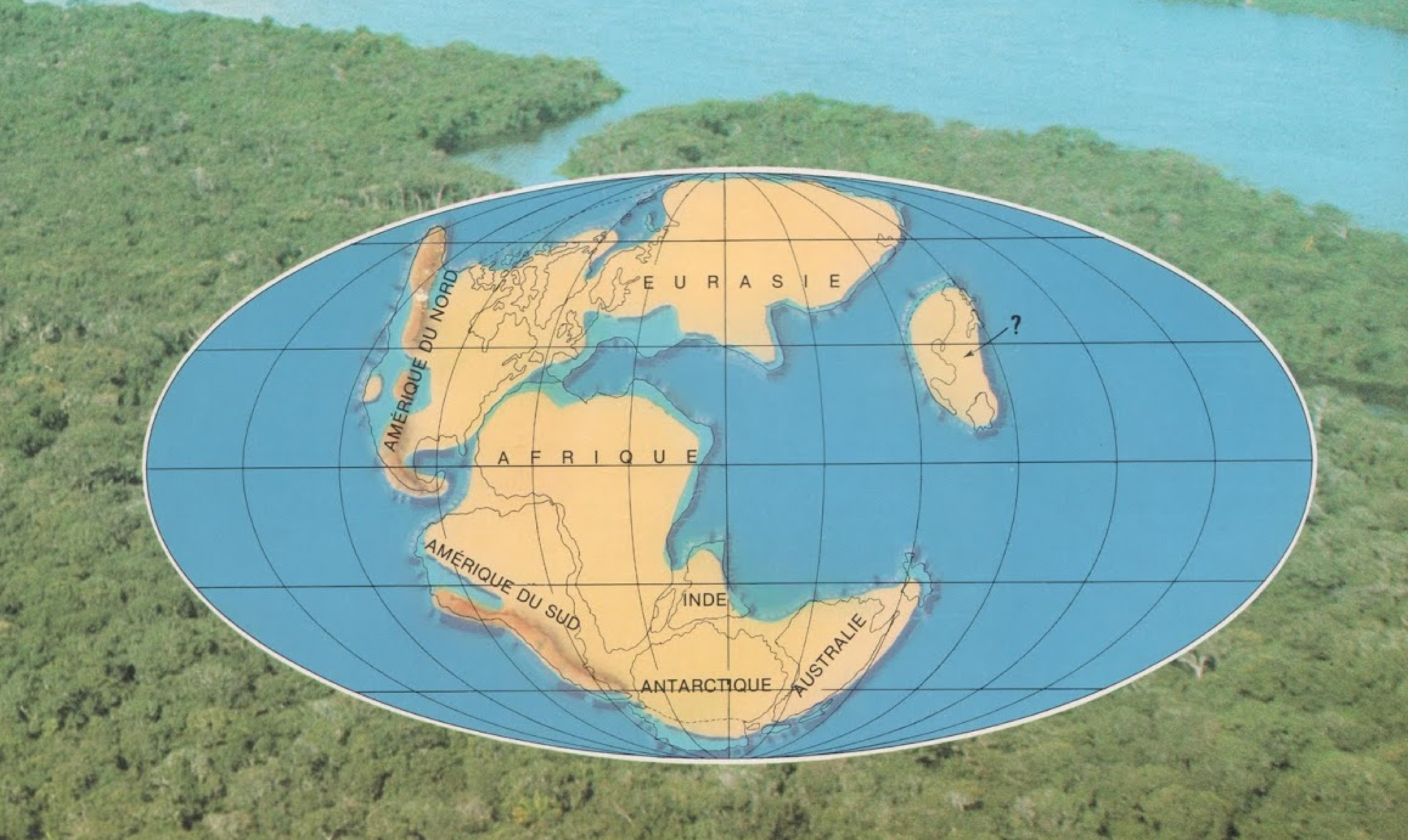


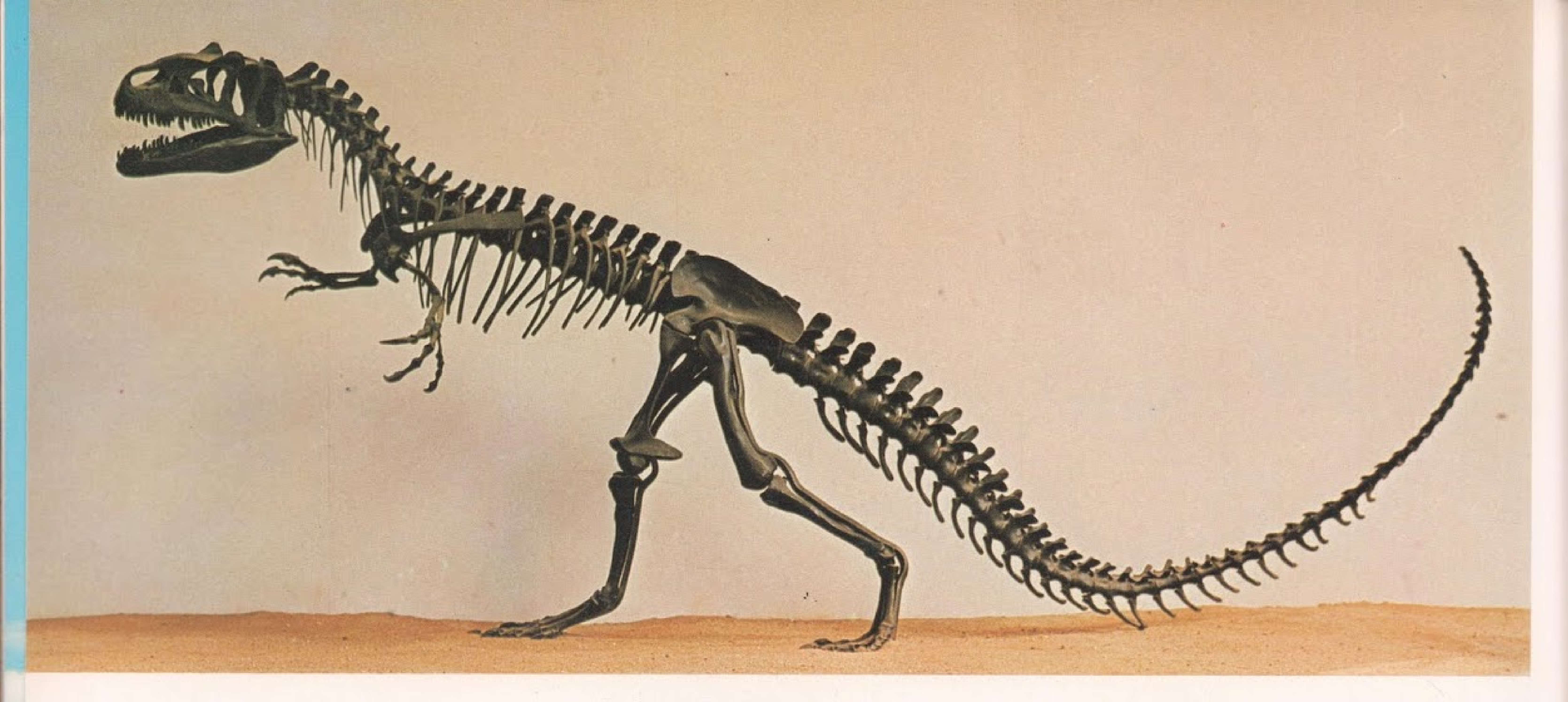
L'ère mésozoïque

Période	Millions d'années avant notre ère
CRÉTACÉ	140
JURASSIQUE	195
TRIASIQUE	230

L'ère mésozoïque, ou ère secondaire, est, dans l'histoire de la Terre, l'intervalle de temps compris entre 230 et 65 millions d'années avant notre ère. On la divise en trois périodes qui sont, de la plus ancienne à la plus récente : le Triasique, le Jurassique et le Crétacé. En l'espace de 165 millions d'années environ, notre planète évolua considérablement dans sa géographie, dans sa faune et dans sa flore. Le Mésozoïque est aussi appelé « ère des reptiles » à cause de la grande diffusion que ces derniers connurent pendant cette période.

La période triasique, la plus ancienne, vit l'épanouissement de la vie sur les terres émergées : les premiers dinosaures commencèrent la conquête des continents, les premiers mammifères firent une timide apparition, tandis que les reptiles volants sillonnaient les airs pour la première fois. Dans les mers, entre les imposantes barrières coralliennes, les placodontes, les nothosaures et les tortues trouvaient leur nourriture en chassant les céphalopodes ammonoïdés et les bélemnites. La période jurassique fut caractérisée par une certaine stabilité climatique qui favorisa notablement le développement des faunes marines et terrestres; les dinosaures peuplèrent avec succès tous les continents, qui étaient encore réunis, au Jurassique inférieur, en une seule masse continentale appelée « Pangea »; le premier oiseau s'éleva dans le ciel, les poissons téléostéens, dont descendent les poissons actuels, apparurent dans les mers, et les céphalopodes se répandirent sous des formes nombreuses et variées. Le Crétacé vit la disparition des dinosaures, des grands reptiles marins, des ammonites, des hippurites et des grandes barrières coralliennes. Durant cette période, les continents s'éloignèrent, il y eut des variations climatiques et la dérive des continents modifia complètement, en quelques millions d'années, l'aspect de la Terre.

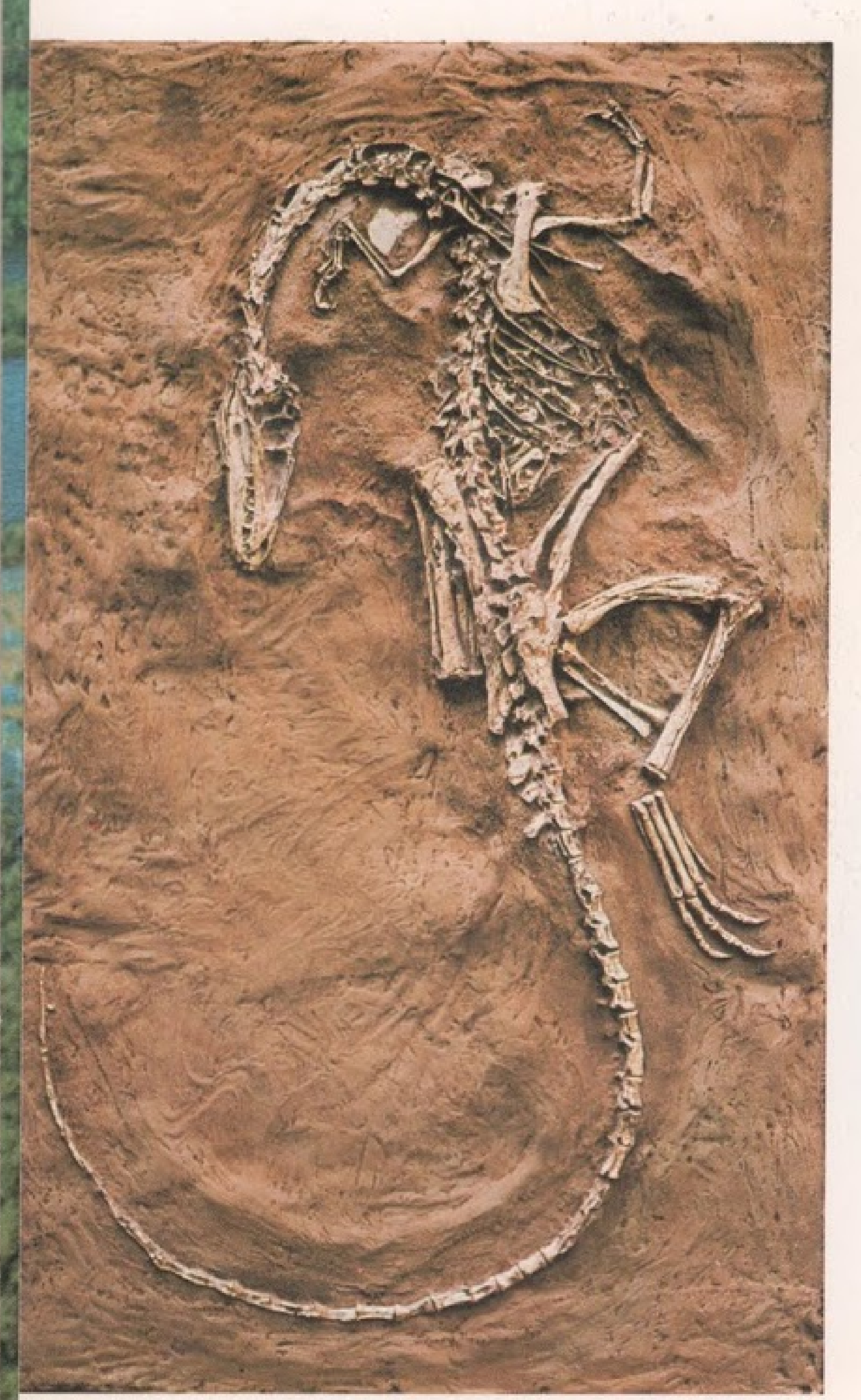




Deux dinosaures carnivores typiques
Ci-dessus, un *Allosaurus,* dinosaure appartenant à l'ordre des saurischiens, dans l'attitude typique du carnivore guettant sa proie : dressé sur ses fortes pattes arrière, il utilisait ses pattes antérieures pour empoigner sa proie, qu'il achevait à coups de gueule. Ci-dessous, à gauche, le *Cœlophysis,* un cœlurosaurien du Triasique américain. Ce dinosaure bipède était un coureur rapide ; il habitait les plaines et fut retrouvé dans cet état durant une campagne de fouilles au Nouveau-Mexique en 1947. Ce carnivore très actif chassait probablement en bande de plusieurs individus.
Sur la carte ci-dessous à droite sont indiqués les principaux endroits où ont été retrouvés les restes fossiles de dinosaures ornithischiens.

L'origine et l'évolution des dinosaures

Les dinosaures eurent leur origine dans un groupe de reptiles très répandus sur le globe au Triasique : les thécodontes, dont le nom signifie littéralement, en grec ancien, « aux dents situées dans des alvéoles ». Ils appartiennent, avec les ptérosauriens, les crocodiles et les dinosaures eux-mêmes, à la sous-classe des archosauriens.
Les reptiles ainsi classés présentent une structure particulière des os du bassin ; on remarque également une modification de la structure des membres, qui peuvent acquérir une position verticale sous le corps, à la différence des autres groupes de reptiles qui sont obligés de se traîner plutôt que de marcher, puisque leur humérus et leur fémur sont tournés vers l'extérieur. Le passage à la position « en colonne » marqua une nette amélioration dans le déplacement, un accroissement progressif de la vélocité : les dinosaures, devenus ainsi moins gauches, furent mieux armés dans la lutte pour la survie. Chez les thécodontes d'abord, puis chez les dinosaures, cette nouvelle démarche est due à une modification soit de la ceinture scapulaire, soit de la ceinture pelvienne, c'est-à-dire des « épaules » ou du « bassin ». La ceinture pelvienne devint très robuste, les vertèbres sacrées se soudèrent entre elles et aux os pelviens, l'ilion s'allongea et les forts muscles des pattes vinrent s'insérer sur l'ischion et le pubis, qui, alors qu'ils étaient plats, devinrent cylindriques. Avec le développement des pattes postérieures et l'acquisition de la station bipède, les autres structures du squelette se modifièrent aussi : la partie antérieure du corps se redressa, les pattes avant ne touchèrent plus le sol, une longue et puissante queue se développa pour contrebalancer le corps pendant la marche.





Les deux grands groupes de dinosaures

Deux grands ordres de dinosaures se différencièrent nettement au Triasique moyen : les dinosaures saurischiens, avec un « bassin de reptile », et les dinosaures ornithischiens, avec un « bassin d'oiseau ». On les appelle encore dinosaures *sauripelviens* et dinosaures *avipelviens* pour cette même raison. L'établissement de ces deux ordres est due au paléontologue anglais Seeley qui proposa cette distinction en 1888. L'ordre des saurischiens comprend des dinosaures herbivores et des dinosaures carnivores, tandis que l'ordre des ornithischiens ne comporte que des dinosaures herbivores. Les saurischiens, à leur tour, se divisent en deux sous-ordres : celui des théropodes et celui des sauropodes. Le sous-ordre des théropodes comprend les cœlurosauriens, carnivores bipèdes de petites ou moyennes dimensions, aux os minces et au squelette léger, et les carnosaures, carnivores toujours mais de dimensions plus grandes, bipèdes aussi mais avec un squelette très solide et massif. Le sous-ordre des sauropodes comprend des dinosaures herbivores essentiellement quadrupèdes, qui atteignirent des dimensions imposantes ; les fameux brontosaures appartiennent à ce groupe. Les ornithischiens constituent un groupe plus hétérogène que celui des saurischiens, avec des formes exclusivement herbivores qui n'acquirent jamais la station bipède et se déplaçaient le plus souvent sur leurs quatre pattes. Le groupe des ornithischiens présente à la fois des caractères primitifs, comme une peau cuirassée, et des caractères extrêmement évolués, comme l'os prédental et l'existence, chez quelques types, d'un bec corné et d'une denture complexe.

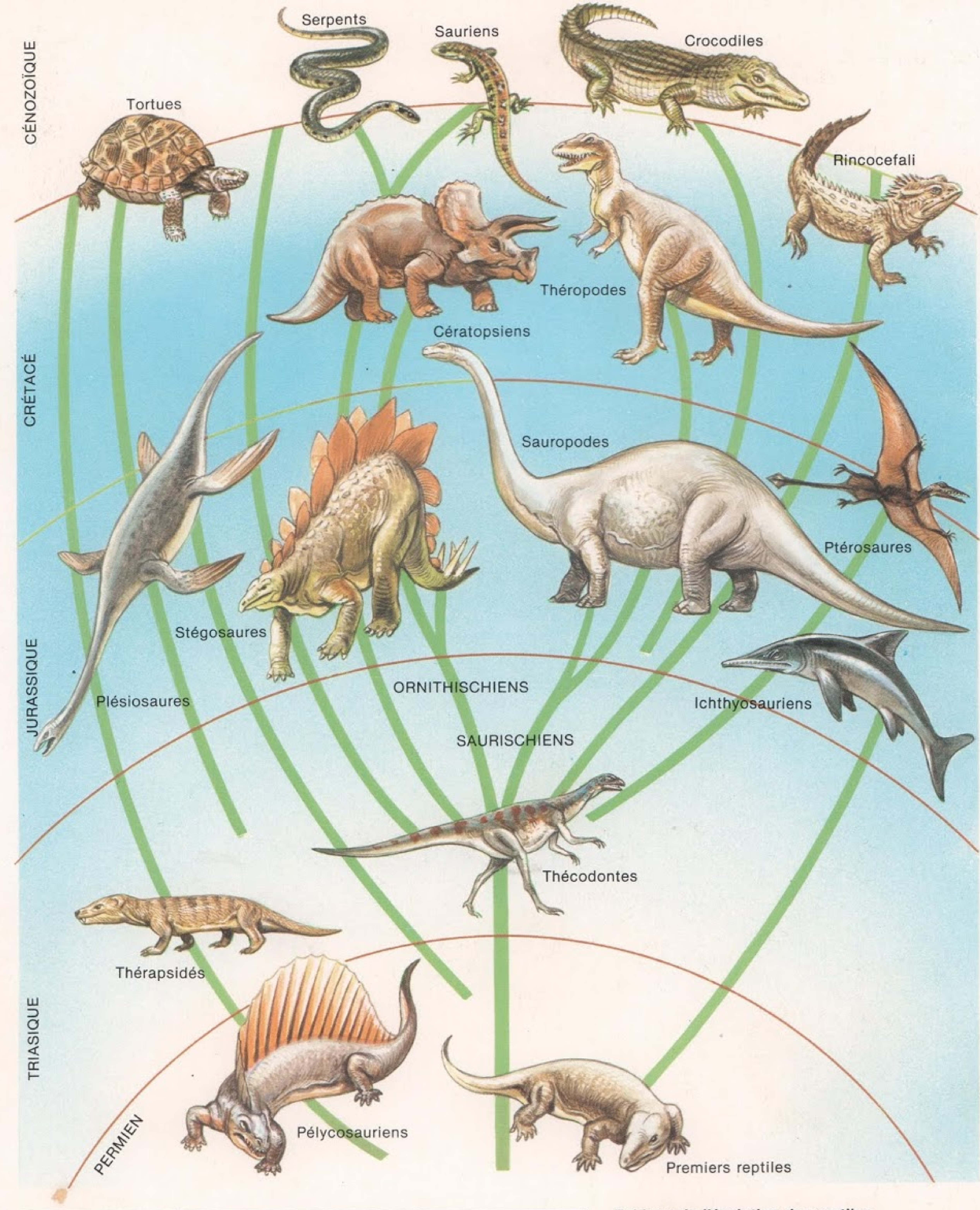


Tableau de l'évolution des reptiles
À remarquer, les thécodontes, reptiles qui donnèrent probablement naissance aux deux groupes de dinosaures, et les formes extraordinairement variées que ces reptiles fameux ont eues au cours de leur évolution sur notre planète.

Corps
Fémur
Tibia
Pied

Modifications successives de la démarche
Le croquis ci-contre illustre les démarches caractéristiques du lézard, du crocodile et d'un mammifère, un ours en l'occurrence (dont le déplacement est semblable à celui des dinosaures). On remarquera les positions différentes du fémur et du tibia : chez le lézard, les deux os sont perpendiculaires, le plan du fémur étant parallèle au sol ; l'angle des deux os devient obtus chez le crocodile et finalement, chez le mammifère, les deux os sont verticaux et placés l'un au-dessus de l'autre.

Les dinosaures

Les dinosaures, déjà attestés au Jurassique sous un grand nombre de formes, connurent au Crétacé leur plus grand développement évolutif. Les dinosaures saurischiens carnivores, comme l'allosaure (proche parent du tyrannosaure) ou le *Compsognathus* (petit, rapide, un peu plus grand qu'un poulet), sont typiques du Jurassique, de même que les saurischiens herbivores, représentés par les dinosaures et les brontosaures, gigantesques reptiles longs de plus de 20 mètres. Les ornithischiens sont représentés par l'hypsilophodonte, herbivore à moitié bipède et proie facile pour l'allosaure, et par les stégosaures aux massives armures défensives placées sur l'échine et sur la queue.

À la période crétacée, ces animaux firent place à leurs descendants, dont certains très évolués. Nous retrouvons les dinosaures carnivores, comme le tyrannosaure, à la gueule terrible, et le *Deinonychus,* chasseur très agile probablement adapté également au saut, comme le laisse présumer le fait qu'il possédait des griffes puissantes qui ne touchaient pas terre quand l'animal se déplaçait. Apparaissent alors des dinosaures ornithischiens aux étranges cuirasses, les ankylosaures, l'iguanodon, et des dinosaures à la tête protégée par une solide plaque osseuse, les pacycéphalosauridés, qui prirent la place des hypsilophodontes, dont ils dérivaient.

Le groupe de dinosaures qui fut le plus répandu au Crétacé est sans doute celui des hadrosaures, ou dinosaures « à bec de canard ». Ces dinosaures herbivores, apparentés aux iguanodons, possédaient un crâne aplati en forme de bec. Les hadrosaures faisaient preuve d'une particulière facilité d'adaptation et, par une série de modifications de la tête ou de l'appareil masticatoire, ils parvinrent à se répandre sur toute la terre ferme, avec un succès remarquable.

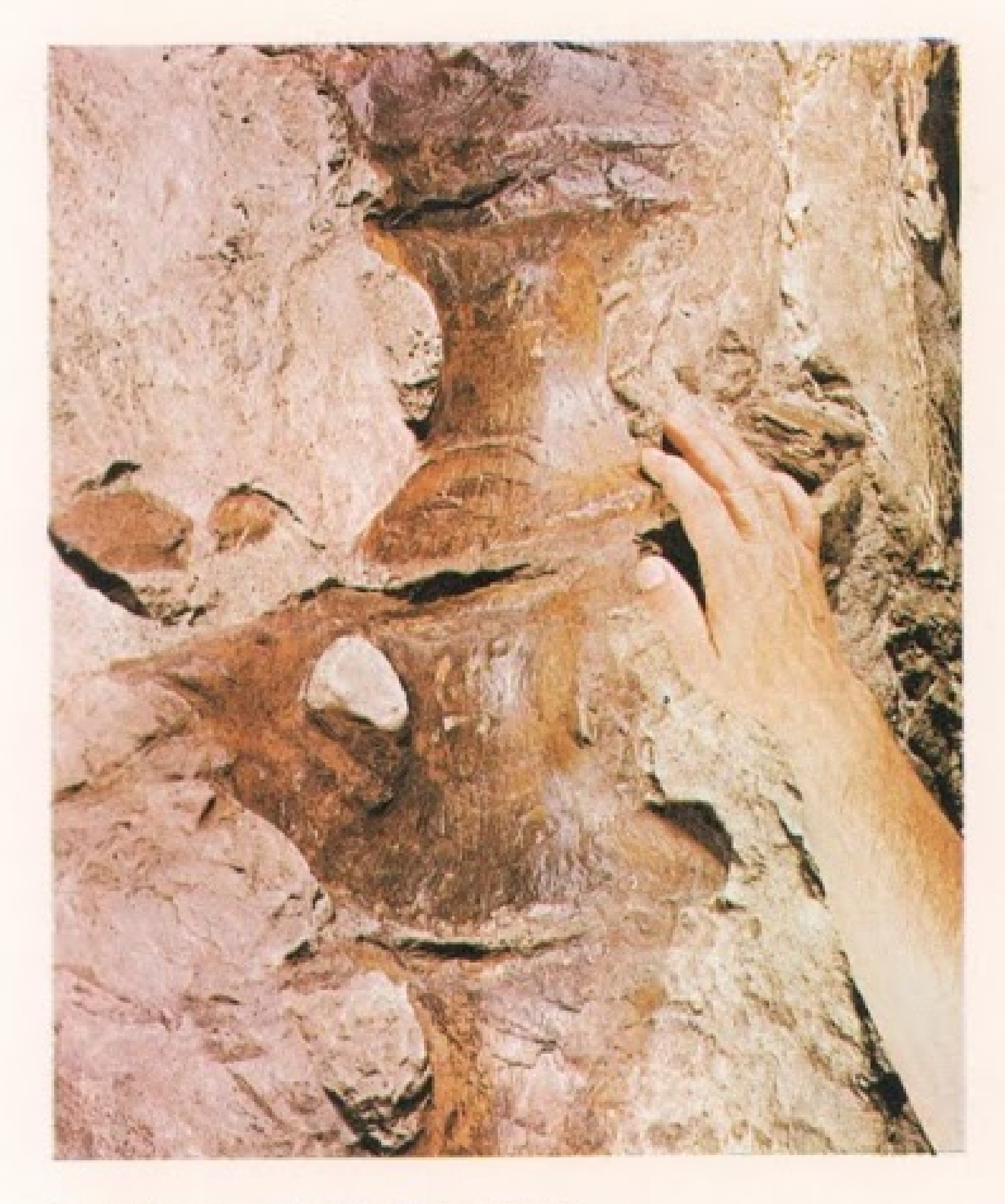


Les cératopsiens
Au Crétacé apparurent des dinosaures avec de grands collets osseux, les cératopsiens ; en quelques millions d'années, ils triplèrent leurs dimensions et, depuis la Mongolie, peuplèrent toute la surface de la Terre.
L'illustration ci-dessus représente le fameux *Triceratops,* habitant des savanes de l'Amérique du Nord : long de plus de 8 mètres et haut de 3, c'est un énorme herbivore. Son crâne très développé est muni de trois robustes cornes, qu'il utilise pour sa défense et pour dépouiller les plantes, et d'un bec corné propre à fouiller le sol pour en extirper les racines dont il se nourrissait. La partie postérieure du crâne était pourvue d'une structure osseuse en forme de collet dentelé muni de plaques pointues : outre une protection du cou, partie du corps particulièrement vulnérable, ce collet fournissait les nombreux points d'attache des muscles nécessaires à soulever une tête fort pesante.

Schéma de l'évolution des dinosaures

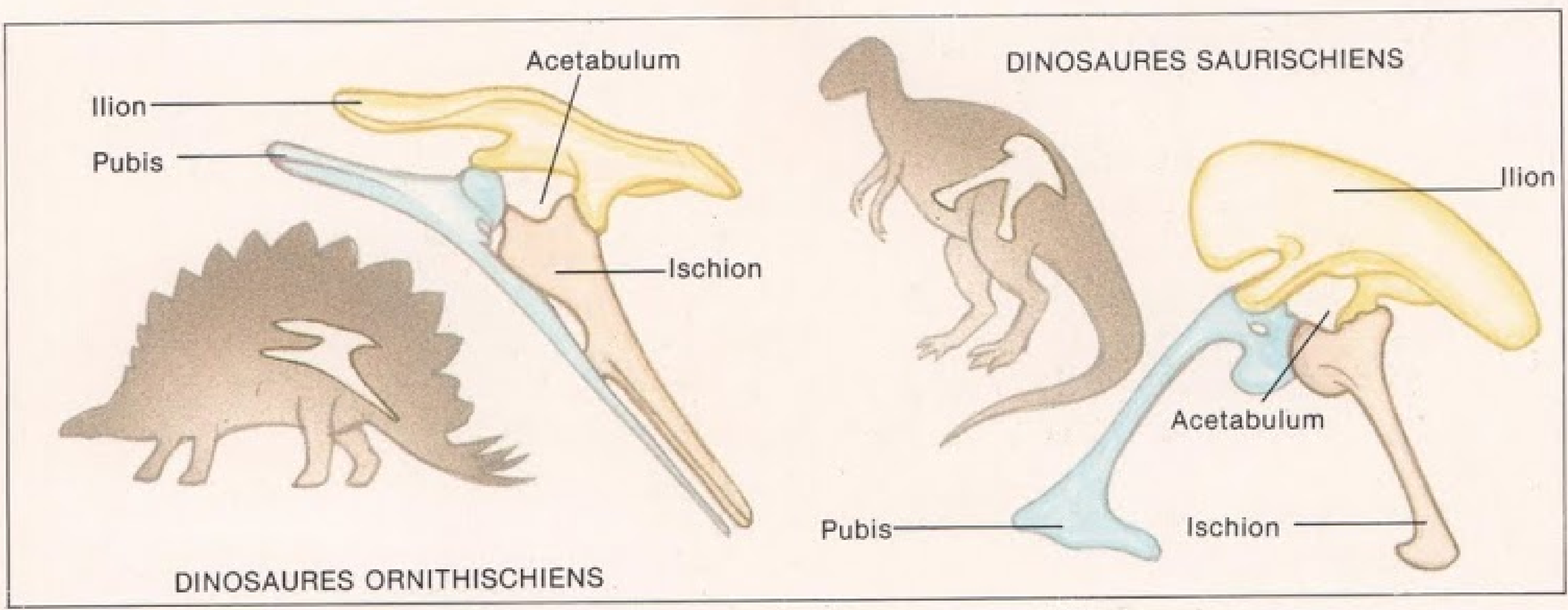
Triceratops
Monoclonius
Ankylosaurus
Proteceratops
Stegosaurus
Scelidosaurus
ORNITHISCHIENS

Reconstitution et squelette du *Diplodocus,* dinosaure saurischien herbivore géant.



Les gisements de dinosaures

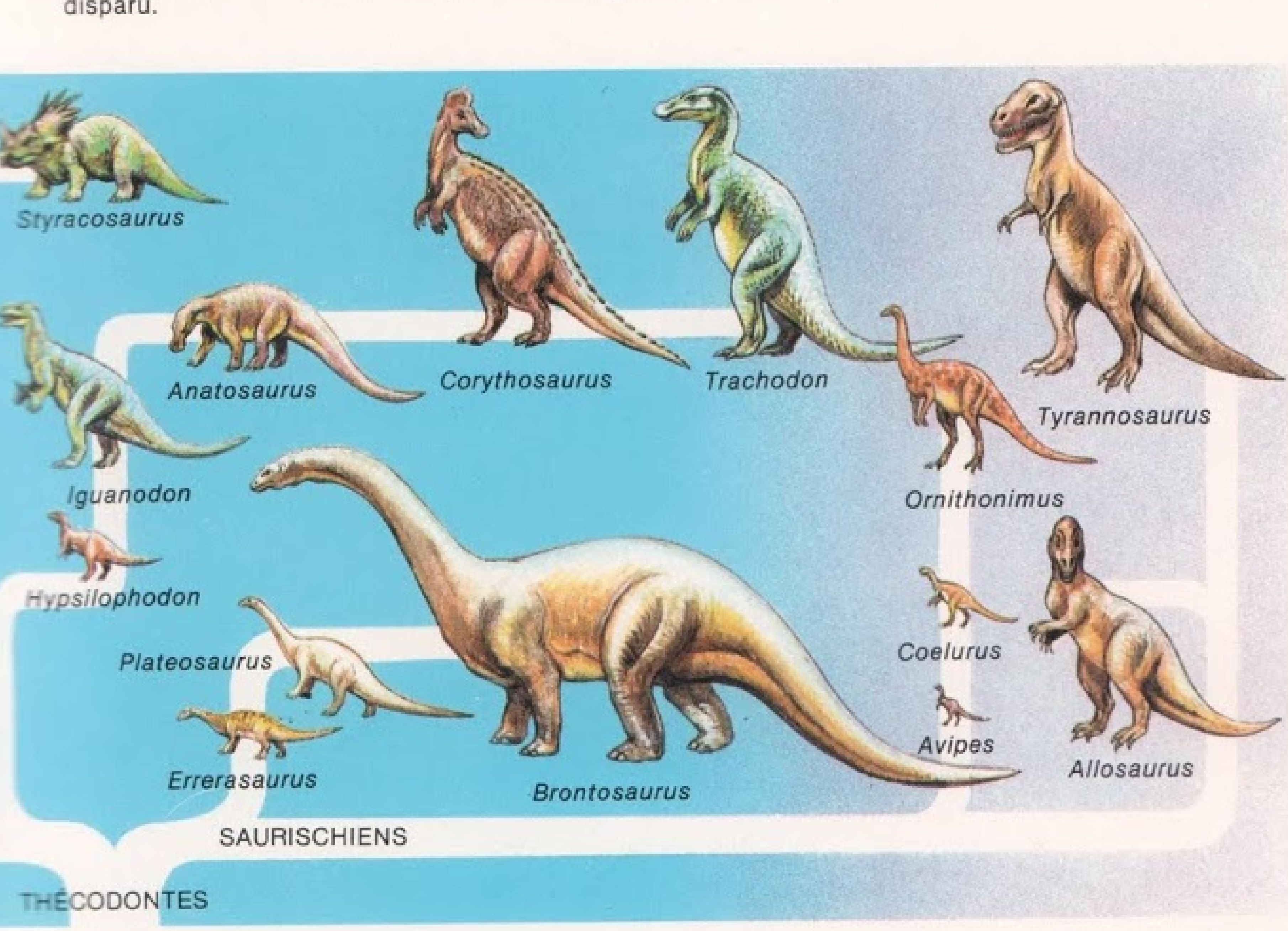
Les dinosaures vivaient dans des régions au climat doux, près de grandes étendues d'eau douce sur le fond desquelles leurs squelettes se sont déposés. Les gisements les plus fameux sont ceux d'Amérique du Nord, où des fouilles sont encore effectuées de nos jours. Des groupes de dinosaures ont été également découverts en Europe et en Asie : ainsi, en Belgique, un gisement devenu célèbre a révélé, entre des strates de charbon, les squelettes d'un groupe d'iguanodons morts en tombant dans un ravin ; en Mongolie, on a trouvé aussi des nids avec des œufs de dinosaure. En Afrique, sur une mince bande de territoire de 150 kilomètres de long, on relève des plantes fossiles, des reptiles et des dinosaures qui attestent de la présence d'un grand lac disparu.



Anatomie des dinosaures

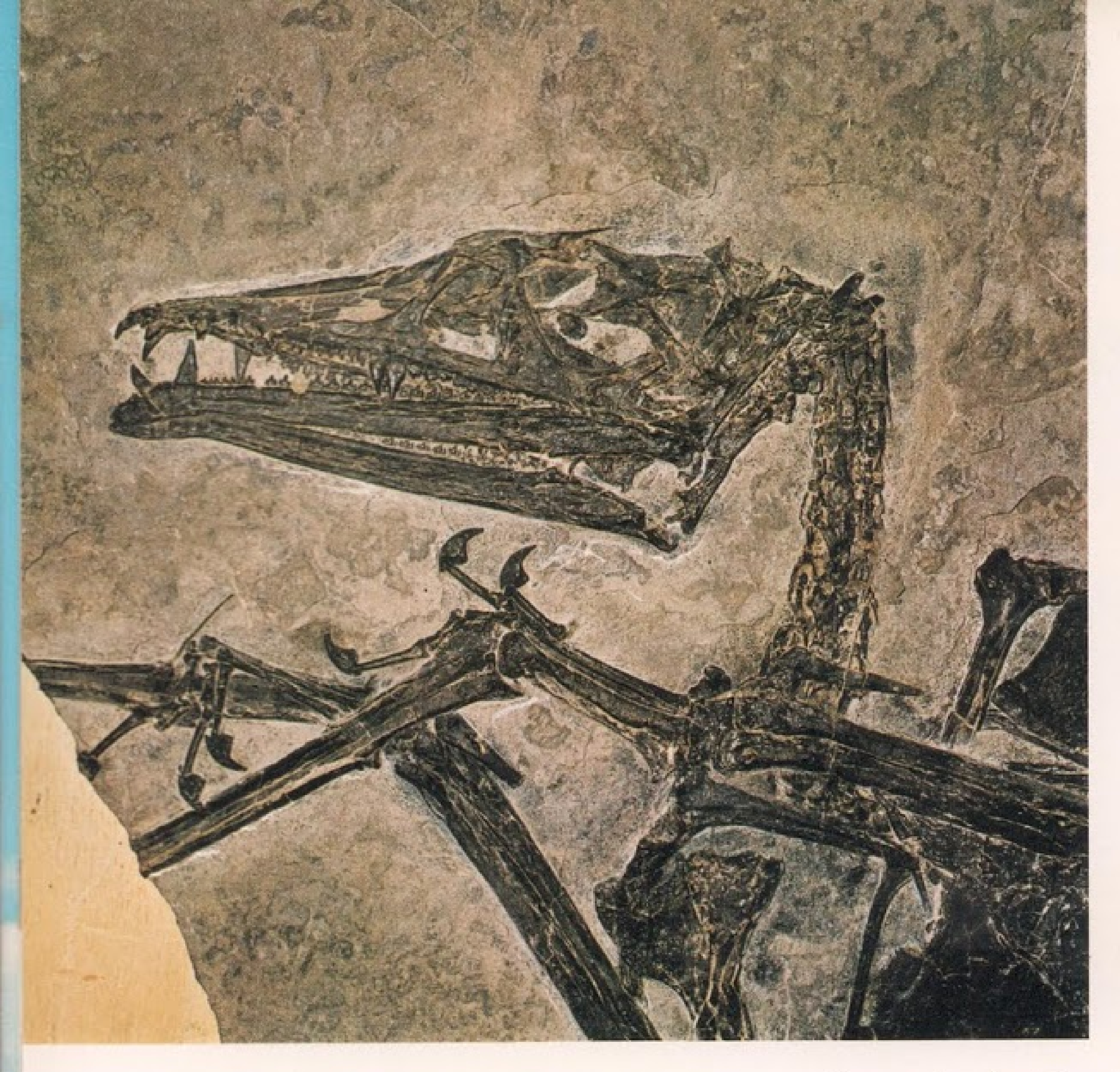
Le schéma ci-dessus représente les différentes positions des os du bassin, respectivement chez les dinosaures ornithischiens et chez les dinosaures saurischiens. Chez les dinosaures, en effet, dans la région supérieure du fémur (ou tête fémorale), une articulation se développa, formant charnière dans l'« acétabulum », cavité formée par trois os du bassin. L'existence d'une articulation du fémur dans l'acétabulum permit les mouvements avant et arrière de la patte postérieure, accroissant ainsi la mobilité de l'animal.

Reconstitution du Tiranosaure, le plus féroce dinosaure carnivore

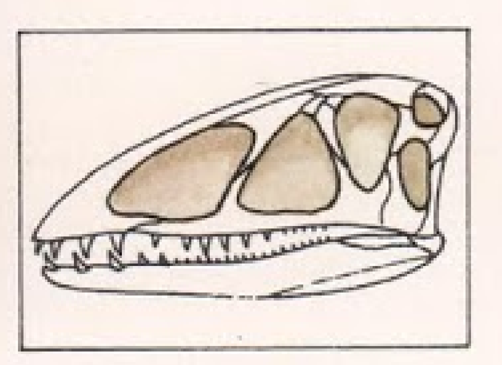


Le tyrannosaure

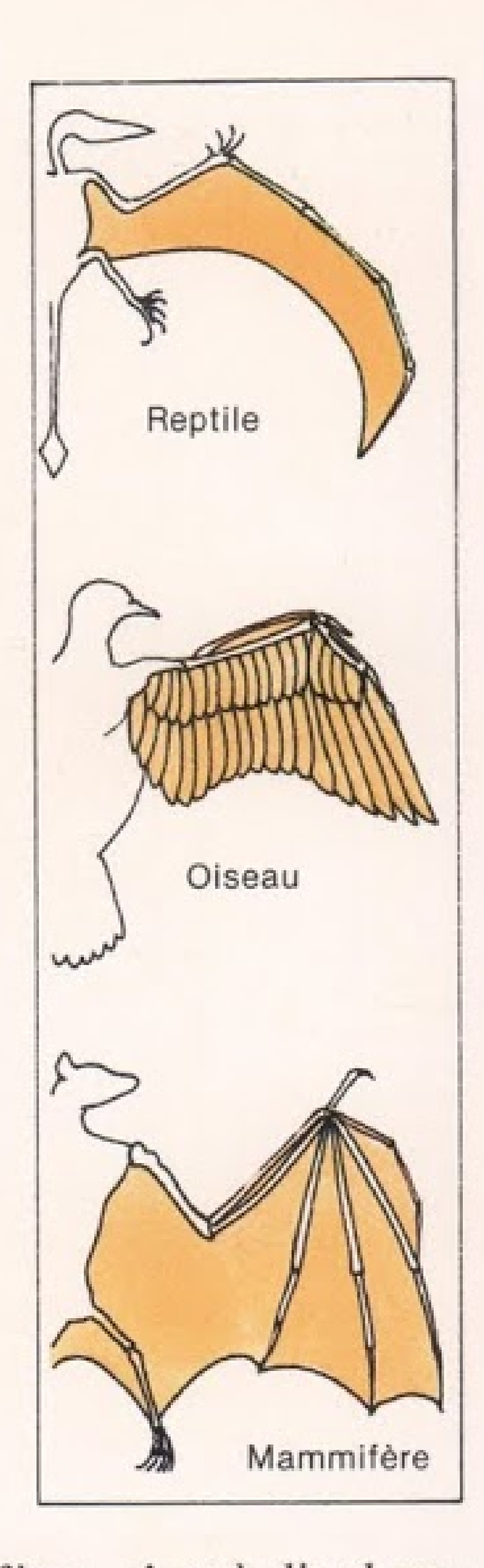
Le tyrannosaure fut le plus grand et le plus terrible carnivore qui fût jamais apparu sur la Terre. Long d'environ 15 mètres et haut de 6, il pesait plus de 10 tonnes et habitait les plaines et les hauts plateaux du Crétacé ; il chassait avec succès aussi bien les « dinosaures à bec de canard » que les sauropodes géants et les cératopsiens. Selon certains paléontologues, sa démarche faite de petits pas était lente et pesante ; ses vraies armes offensives étaient ses pattes postérieures, munies de trois fortes griffes avec lesquelles il éventrait probablement sa proie après l'avoir rejointe et terrassée. Sa gueule terrifiante était garnie de dents aiguës, plus adaptées à déchirer les chairs qu'à saisir la proie comme on le pensait il y a quelque temps. Les pattes antérieures, réduites à des moignons, ne lui servaient sans doute que d'appui quand l'animal devait se relever.



Les premiers reptiles volants
Les plus anciens restes de reptiles volants que nous connaissons ont été trouvés dans les couches du Triasique supérieur de Lombardie : ce sont les types *Eudimorphodon* (photographie à gauche) et *Peteinosaurus*. Ces deux reptiles volants, malgré leurs caractéristiques primitives, sont déjà suffisamment évolués et différenciés : d'après les caractères de leur denture, il a été établi en effet qu'*Eudimorphodon* se nourrissait de petits poissons, cependant que *Peteinosaurus* devait plutôt manger des insectes.



Adaptation au vol
Les vertébrés terrestres ont tenté à plusieurs reprises de conquérir le milieu aérien et leurs structures osseuses se sont modifiées en conséquence : les impératifs mécaniques du vol ne sont pas les mêmes que ceux du déplacement terrestre. Pour les reptiles, l'adaptation au vol se fit par le développement d'une membrane alaire cutanée tendue entre le corps et le quatrième doigt des membres antérieurs, allongé de façon anormale. On remarquera sur le croquis ci-contre comment la surface alaire, chez les oiseaux, est constituée au contraire d'une série de plumes, tandis que chez un petit nombre de mammifères volants (les chauves-souris), la membrane qui forme l'aile est soutenue par les deuxième, troisième, quatrième et cinquième doigts, très allongés. Le croquis de gauche représente le crâne d'un reptile volant rhamphorynchoïde, le *Dimorphodon*.



Les oiseaux et les reptiles volants

L'un des chapitres les plus fascinants de l'histoire de l'évolution des vertébrés a commencé à la période triasique : la conquête du milieu aérien. Auparavant, seuls les insectes avaient pu s'élever librement dans l'atmosphère ; or, ce sont les reptiles archosauriens (ceux-là mêmes qui comprenaient les dinosaures et les crocodiles) qui entreprirent à leur tour d'en faire autant ! Les premières formes de reptiles volants, classés aujourd'hui dans une famille spéciale, celle des « ptérosaures » (« reptile ailé », en grec ancien), possédaient des spécifications qui les rendaient encore peu aptes à la vie aérienne : tête au crâne pesant pourvu d'une grande gueule armée de dents, queue allongée. Ils perdirent ces caractères progressivement au cours de leur évolution, pour acquérir un bec corné et des os adaptés. Certains d'entre eux atteignirent des dimensions étonnantes : le *Quetzalcoatlus,* reptile du Crétacé nord-américain, avait une envergure d'environ 14 mètres ! Ce fut le plus grand être vivant à avoir sillonné le ciel. Les reptiles volants développèrent un cerveau de dimension notable et la découverte de spécimens pourvus de poils fait penser à un système de refroidissement analogue à celui des mammifères, c'est-à-dire beaucoup plus efficace que celui des reptiles. Cependant, un autre groupe d'animaux, bien qu'il fût aussi originaire des reptiles, devait tenter avec plus de succès encore la conquête des airs. En 1861, dans une carrière de calcaire du Jurassique supérieur à Eichstädt, en Bavière, un fossile fut découvert qui était destiné à devenir célèbre dans le monde entier : il s'agissait d'un animal à moitié reptile, à moitié oiseau, qui fut baptisé *Archaeopteryx.* C'est l'oiseau le plus ancien que nous connaissons, un des rares de l'ère mésozoïque ; à cette époque, les airs étaient encore dominés par les reptiles volants. Ce fut seulement après leur totale disparition, à la fin du Crétacé, que les oiseaux purent atteindre leur plein développement.

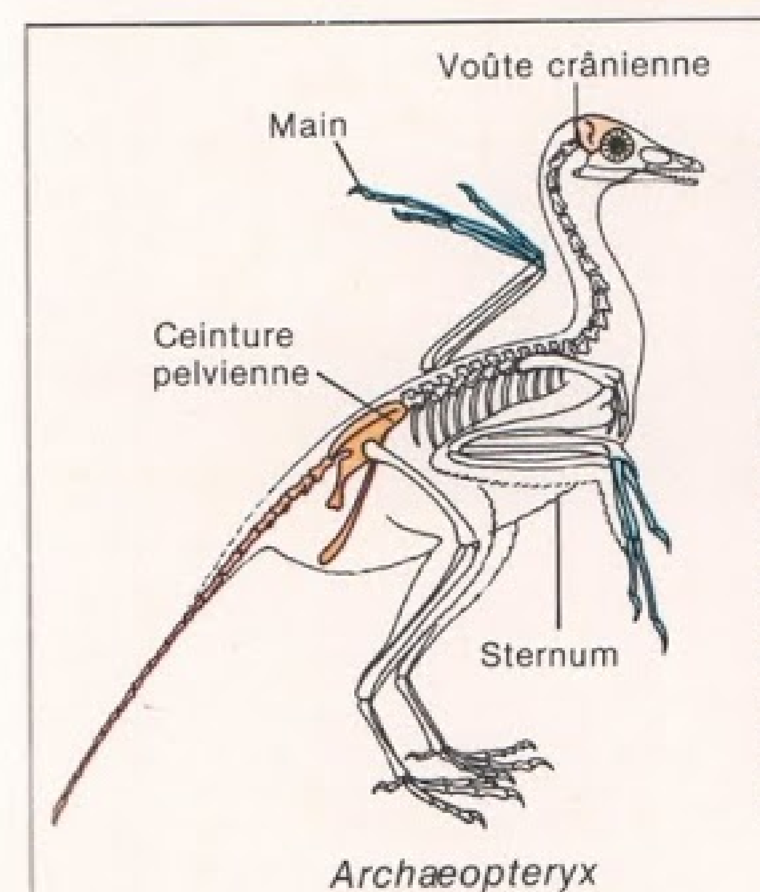
Rhamphorhynchus

Archæopteryx

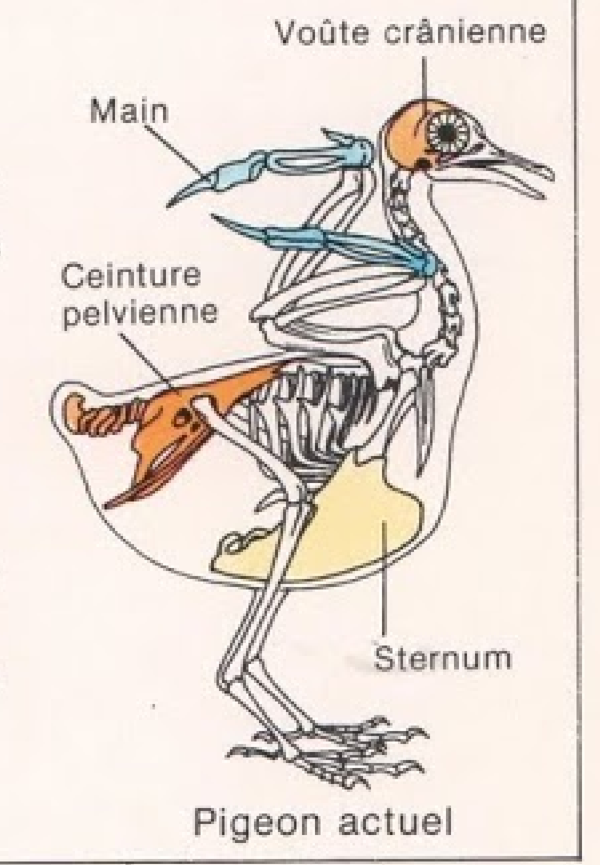
L'*Archæopteryx*
Dans une carrière de « calcaire lithographique de Solnhofen » datant du Jurassique, on a retrouvé en 1861 le squelette du premier *Archæopteryx lithographica :* cet animal, grand comme un poulet, présentait un curieux mélange de caractères reptiliens et aviformes. En fait, *Archæopteryx* ressemblait par certains aspects à un petit dinosaure, à cela près qu'il présentait les empreintes très visibles d'un plumage bien développé. Cette découverte fit grand bruit dans le monde scientifique de l'époque : les théories évolutionnistes de Darwin venaient d'être publiées depuis peu et les polémiques pour ou contre l'évolutionnisme faisaient rage avec violence. L'*Archæopteryx* devint, pour les évolutionnistes, grâce à ses caractères clairement intermédiaires, la preuve que les oiseaux descendaient des reptiles, donc une preuve éclatante de l'existance de l'évolution.
Rhamphorhynchus était un reptile volant de type très primitif, comme le laissent présumer sa lourde tête munie de dents et sa longue queue, poids inutile pour un animal volant.

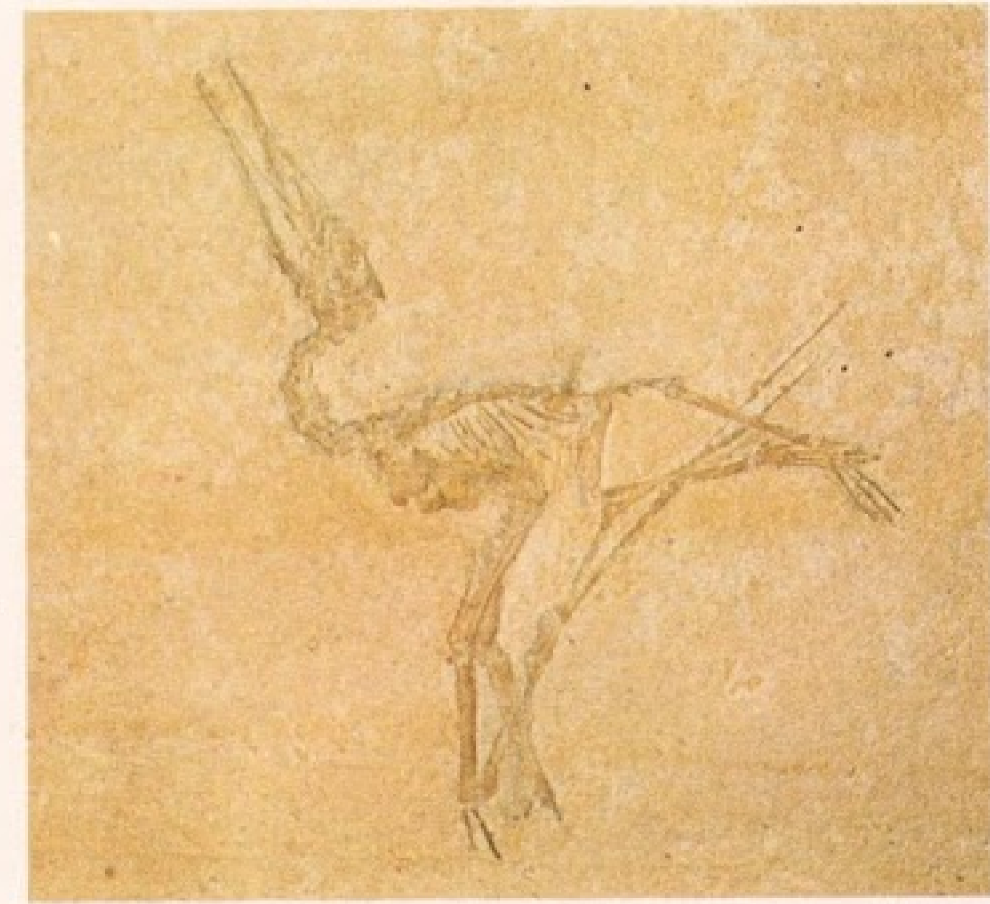
Le vol des reptiles
Reconstitution du vol d'un *Ramphorhynchus* qui, après s'être élancé du haut d'une falaise, a réussi à capturer un poisson. La majeure partie des reptiles volants vivaient sur les barrières de récifs émergées des mers du Mésozoïque, d'où ils s'élançaient probablement pour planer longuement en quête de nourriture. Ils devaient passer la majeure partie de leur temps en vol, profitant habilement du moindre courant aérien pour se maintenir en l'air. À terre, en revanche, ils se déplaçaient avec beaucoup de gêne, étant donné la disproportion entre leurs membres postérieurs et leurs membres antérieurs. Sur la photographie à droite, *Pterodactylus*, reptile volant du Jurassique supérieur d'Allemagne.

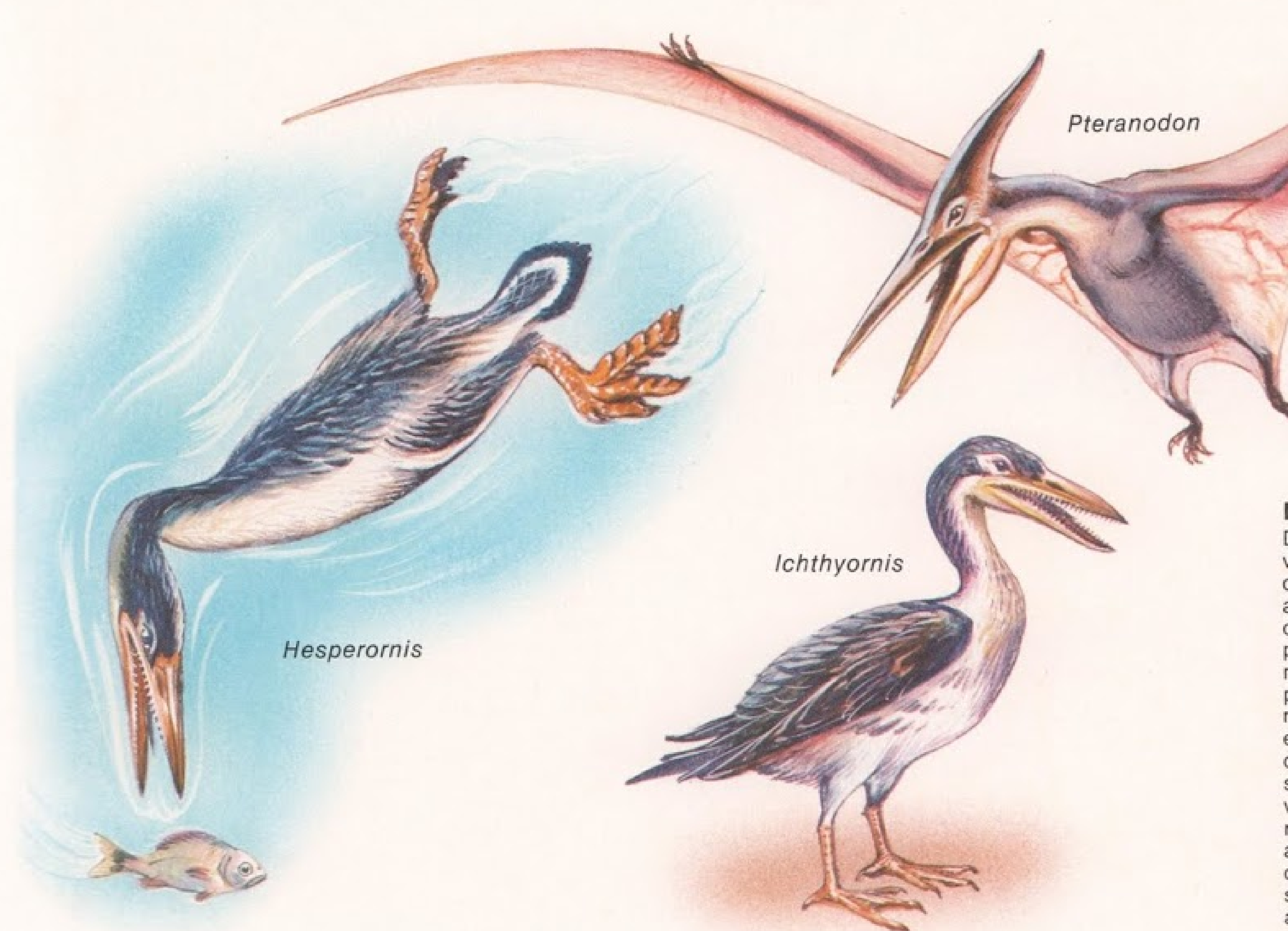




Évolution du squelette
Comparaison entre les squelettes d'un *Archæopteryx* (à gauche) et d'un pigeon actuel (à droite). Bien que doté d'un véritable plumage — caractéristique des oiseaux exclusivement —, l'*Archæopteryx* diffère notablement de ceux-ci par plusieurs particularités de son squelette. Il possède, en effet, une queue allongée, alors que les oiseaux ont un squelette caudal raccourci se terminant par l'os pygostyle, qui soutient les plumes rectrices. Chez l'*Archæopteryx*, les membres antérieurs ont chacun trois doigts libres et pourvus de griffes, la gueule est armée de dents et le bréchet n'est pas caréné; en outre, les os ne sont pas creux comme ceux des oiseaux.





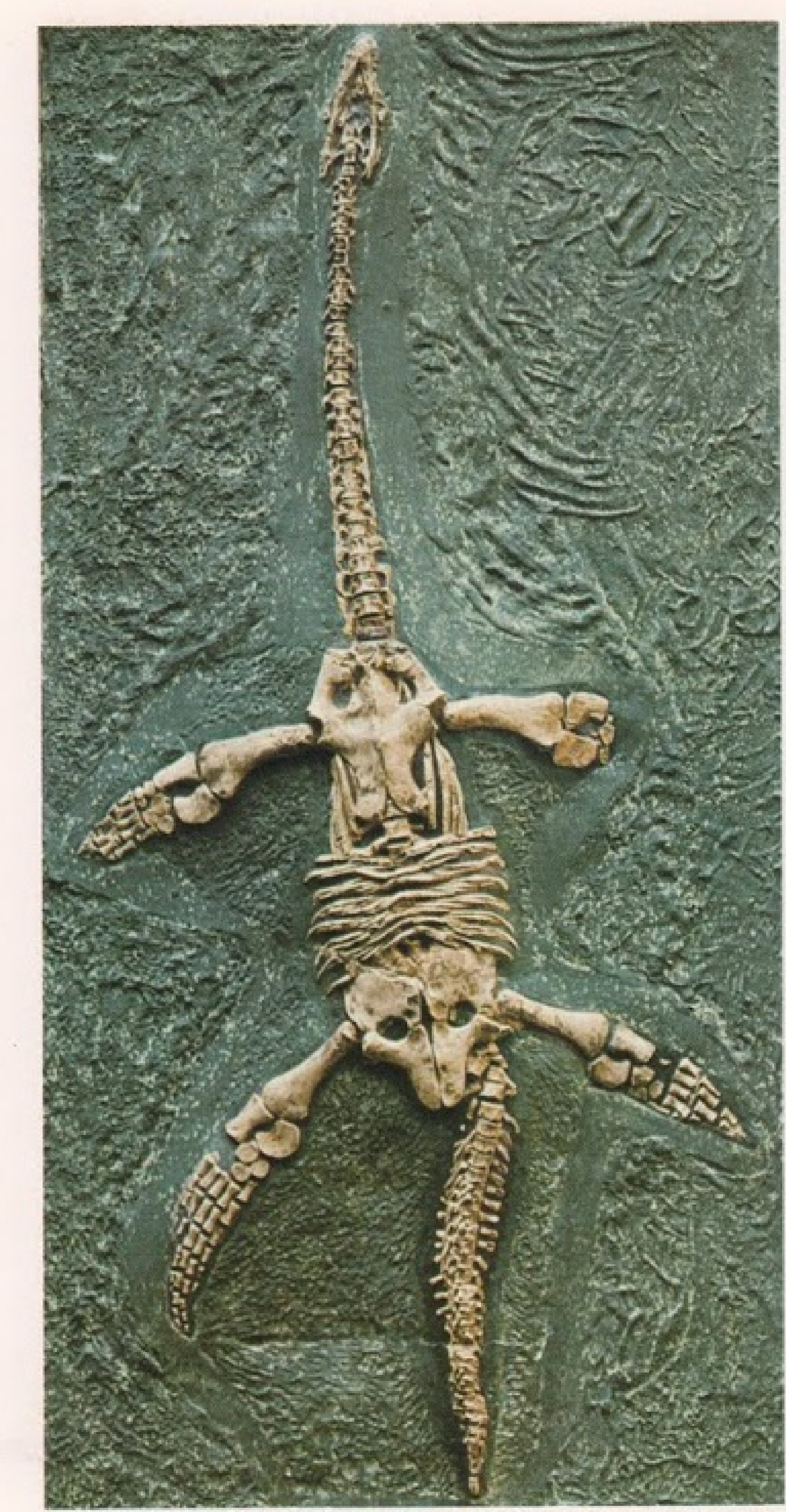


Dans les airs du Crétacé supérieur
Dans les lagunes nord-américaines du Crétacé supérieur vivaient des oiseaux de type beaucoup plus modernes que l'*Archæopteryx*, même s'ils conservaient une gueule armée de dents. *Hesperornis* (à l'extrême gauche), haut d'environ 1 mètre et peu adapté au vol, était probablement un oiseau plongeur, davantage lié au milieu aquatique qu'au milieu aérien, comme les pingouins actuels. *Ichthyornis* (à gauche), muni d'une robuste denture, était au contraire bien doué pour le vol et devait avoir un mode de vie assez semblable à celui des mouettes actuelles. Mais les airs du Crétacé supérieur étaient surtout parcourus par des reptiles volants plus évolués, comme *Pteranodon* (ci-dessus). Ce reptile, qui atteignait une envergure de plus de 7 mètres, avait développé un bec corné entièrement dépourvu de dents, des os creux; il était privé de queue. Il planait sans doute à la surface des eaux, profitant des courants aériens.

Les reptiles marins

Cependant que les dinosaures conquéraient les terres émergées et que les ptérosaures dominaient les airs, d'autres reptiles devenaient les maîtres des mers. Depuis que les amphibiens avaient commencé à peupler les terres émergées au Paléozoïque, aucun animal à quatre pattes (ou tétrapode) n'avait plus réussi à retourner dans la mer : les amphibiens furent, en effet, rares et peu répandus. Mais, à partir de la période triasique, nombreux furent les groupes de reptiles qui tentèrent de conquérir l'immense niche écologique constituée par les mers peu profondes qui recouvraient en partie les boucliers continentaux. Certains de ces groupes eurent un succès éphémère, d'autres se développèrent durant tout le Mésozoïque, donnant naissance à des formes de plus en plus spécialisées et adaptées à la vie marine. Les placodontes, reptiles évoquant par leur aspect les tortues actuelles, vécurent exclusivement durant le Triassique. Mais les nothosaures connurent une expansion remarquable : leurs restes sont très nombreux dans le célèbre gisement de Besano-Monte San Giorgo, dans la région du lac de Lugano, en Italie, et l'on en connaît différents genres, parmi lesquels *Pachypleurosaurus* et *Ceresiosaurus*. Les nothosaures présentent des formes élancées et des membres aplatis, un cou allongé et un petit crâne, indices d'une adaptation à la vie marine qui sera perfectionnée ultérieurement par les plésiosaures. Même les crocodiles eurent des formes marines durant la période jurassique, avec les géosaures, dotés de membres natatoires et d'une queue assurant la propulsion.

Au Crétacé apparurent les gigantesques mosasaures, grands lézards marins de près de 10 mètres de long. Mais deux groupes surtout connurent une grande diffusion : les ichthyosaures, aux formes rappelant celles du dauphin, et les plésiosaures. Le destin des reptiles marins devait, au reste, être tout à fait semblable à celui des dinosaures et des ptérosaures : ils s'éteignirent presque complètement, en effet, au moment de la transition entre l'ère mésozoïque et l'ère cénozoïque.



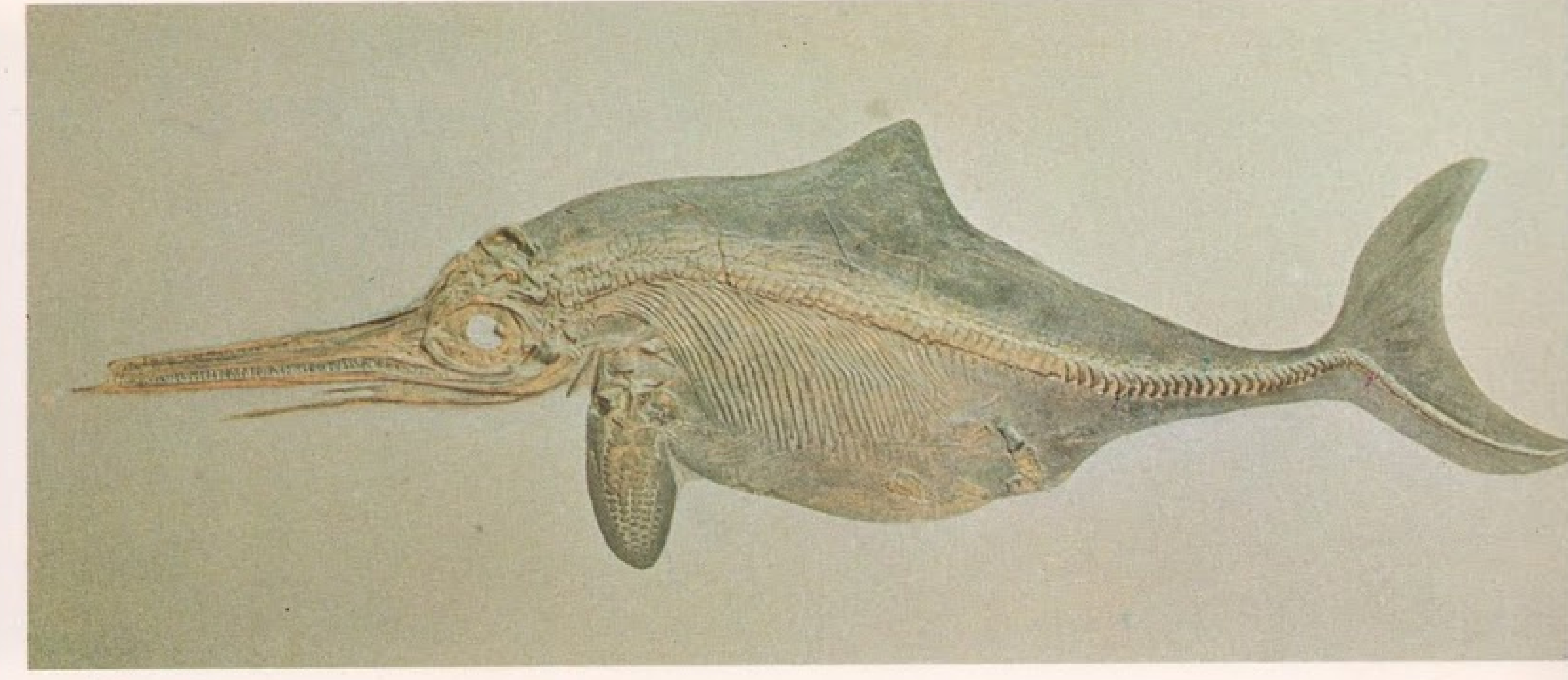
Les plésiosaures
Durant le Jurassique et le Crétacé, les plésiosaures (photographie ci-dessus) furent très répandus dans toutes les mers. De taille remarquable (certains types dépassaient 13 mètres), ils avaient des membres transformés en nageoires et un corps très aplati. À l'instar des ichthyosaures, ces animaux ne sortaient peut-être jamais de l'eau, où leur alimentation était constituée de poissons qu'ils attrapaient par de rapides mouvements de leur cou long et flexible.

Tanistropheus

Askeptosaurus

Nothosaurus







Les placodontes

Les placodontes sont des reptiles marins du Triasique européen uniquement. Ils étaient parfois dotés d'une carapace qui rendait leur aspect semblable à celui des tortues modernes, avec lesquelles ils n'ont toutefois aucun lien de parenté. Leurs membres n'étaient pas très spécialisés pour la vie aquatique, ce qui fait penser que les placodontes furent liés au milieu subaérien pour une partie au moins de leur existence, par exemple pour la ponte des œufs. Leur caractéristique la plus curieuse es peut-être leur type de denture, qui les différencie de prime abord des autres reptiles et auquel ils doivent leur nom : elle est en effet constituée de nombreuses dents « en plaques » qui garnissent entièrement les mandibules et les mâchoires. Une denture de ce type devait servir aux placodontes pour se nourrir d'animaux comme les lamellibranches et les brachiopodes, très abondants dans les mers contemporaines, dont ils trituraient la coquille après l'avoir arrachée du fond. Sur la photographie en haut, à gauche, crâne d'*Henodus;* sur la photographie ci-contre, les dents typiques de ce même animal.

Les ichthyosaures

Les ichthyosaures représentent un groupe très répandu pendant toute l'ère mésozoïque. Il s'agit d'un ensemble parfaitement adapté à la vie marine, comme en témoigne leur forme hydrodynamique, semblable à celle d'un poisson ; cette forme sera reprise plus tard par d'autres tétrapodes retournés à la vie marine, les mammifères cétacés. Leur profil de poisson, avec nageoire dorsale et queue bilobée, est attesté par quelques fossiles exceptionnels qui l'ont conservé intégralement (photographie ci-dessus). Les ichthyosaures, dont le nom signifie « reptiles poissons », étaient à ce point adaptés à vivre toute leur vie dans la mer qu'ils ne pondaient pas d'œufs comme les reptiles terrestres mais accouchaient d'une progéniture vivante. Pourvus d'une bonne denture de carnivore, ils se nourrissaient sans doute de poissons et surtout de mollusques céphalopodes ; ces derniers étaient très abondants dans les mers de l'époque.

Dans les mers du Mésozoïque

Sur la reconstitution ci-dessous sont figurés ensemble des reptiles marins qui ont vécu à des périodes différentes de l'ère mésozoïque. Le *Tanistropheus,* à l'extrême gauche, est l'un des plus curieux du fait de son long cou, dont il devait se servir pour pêcher les poissons qui lui servaient de nourriture. L'*Askeptosaurus* était un reptile semi-aquatique et un terrible prédateur. Ci-dessous, deux placodontes, l'*Henodus,* cuirassé, et le *Psephoderma* arrachent des bivalves au fond de la mer. On remarquera les nageoires du *Plesiosaurus,* qui rappellent celles des tortues marines, cependant que les membres du *Nothosaurus,* plus primitif, apparaissent d'un type moins spécialisé.

Nothosaurus

Plesiosaurus

Henodus

Psephoderma

Lystrosaurus

Cynognatus

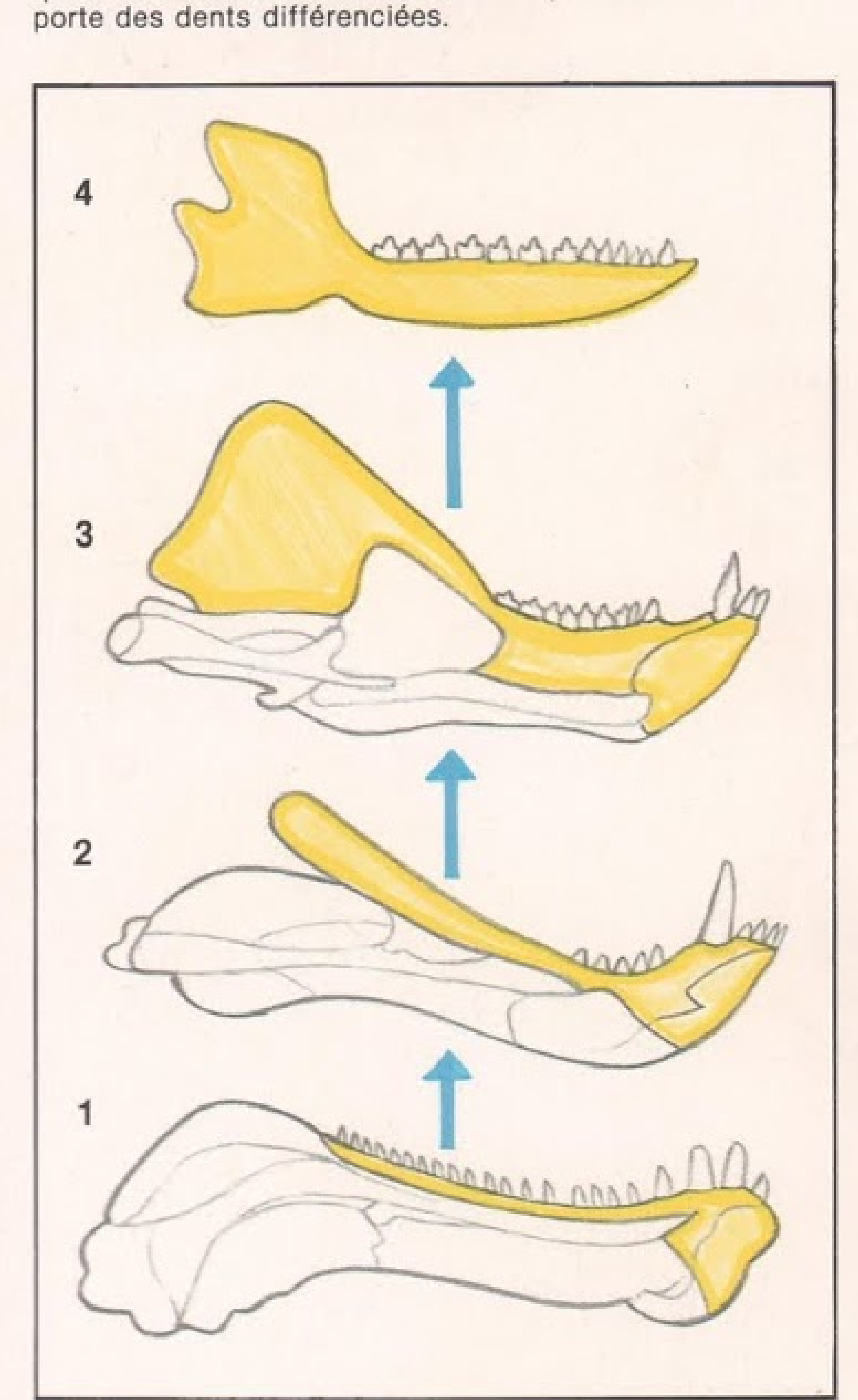
Bauria

Morganucodon

Thcinaxodon

Triconodon

Évolution de la mandibule
Sur le schéma ci-dessous est mise en évidence l'évolution de la mandibule depuis les synapsidiens jusqu'aux mammifères. Chez les pélycosauriens (1), l'os dental est mince et peu développé ; il porte des dents peu différenciées. Chez les thérapsidiens (2-3), l'os dental est plus développé, et parmi les dents se diversifient d'abord les incisives, puis les canines et ensuite les « post-canines », qui deviendront les molaires. Chez les mammifères, on remarque que les nombreux os qui soutenaient l'os dental ont disparu et que l'os dental lui-même est devenu plus robuste ; il porte des dents différenciées.



L'origine des mammifères

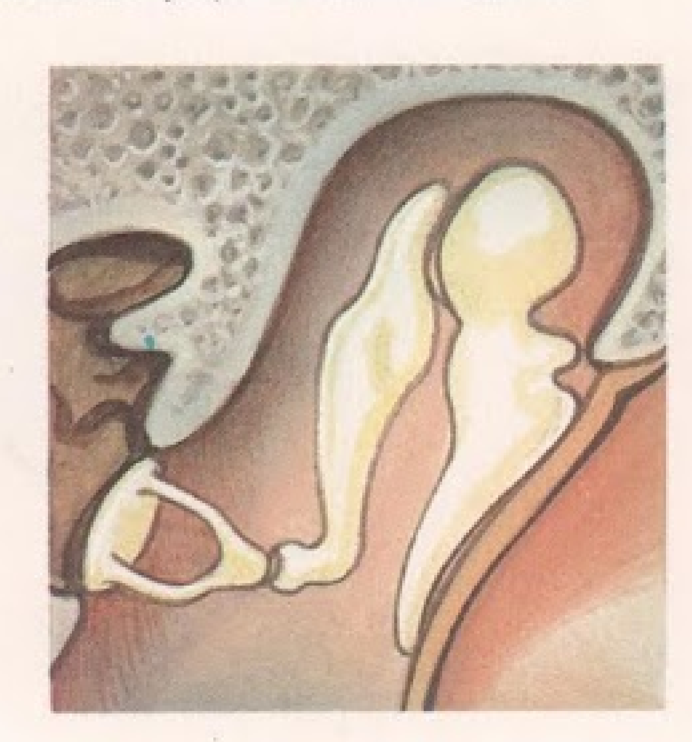
Au Paléozoïque supérieur vivait un groupe de reptiles aux caractéristiques très particulières : celui des synapsides. Les synapsides présentent les caractéristiques des reptiles, mais aussi certains des traits des mammifères, au point d'être baptisés reptiles « mammaliens ». Ils apparurent au Carbonifère et connurent une grande expansion durant le Permien, pour s'éteindre ensuite au Jurassique. On les subdivise en deux grands ordres : les pélycosauriens et les thérapsidés. Parmi les pélycosauriens, groupe le plus archaïque, on remarque le *Dimetrodon,* reptile fort étrange muni d'une grande « voile » sur le dos. Les thérapsidés comprennent les genres *Cynognathus, Thrinaxodon, Bauria* et *Lystrosaurus.*

Le passage entre reptile mammalien et mammifère n'a pas été marqué par un hiatus évolutif, mais se traduit par une tendance progressive de ces reptiles à devenir des mammifères. Au Triasique supérieur apparut en Europe le premier mammifère véritable, le *Morganucodon,* singulier petit animal insectivore, un peu plus grand qu'une musaraigne ; il fut suivi, au Jurassique, par le *Triconodon,* carnivore qui se nourrissait de petits reptiles et possédait probablement un corps revêtu d'une fourrure permanente.

Les caractéristiques des mammifères
Les mammifères se distinguent des reptiles surtout par quelques structures : le corps est recouvert de poils ; les glandes mammaires existent ; l'oreille est composée de trois petits osselets ; la mandibule est articulée sur le crâne.
Chez les reptiles, l'articulation de la mandibule est montée sur deux os, dont l'un est placé sur le crâne tandis que l'autre fait partie de la mandibule elle-même ; chez les mammifères, au contraire, la mandibule est formée d'un os unique qui s'articule directement sur le crâne. Les deux os qui formaient l'articulation chez les reptiles (l'os carré et l'os articulaire) se sont transformés et déplacés jusqu'à l'oreille moyenne, où ils transmettent les vibrations sonores du tympan à l'oreille interne.







L'évolution des mammifères

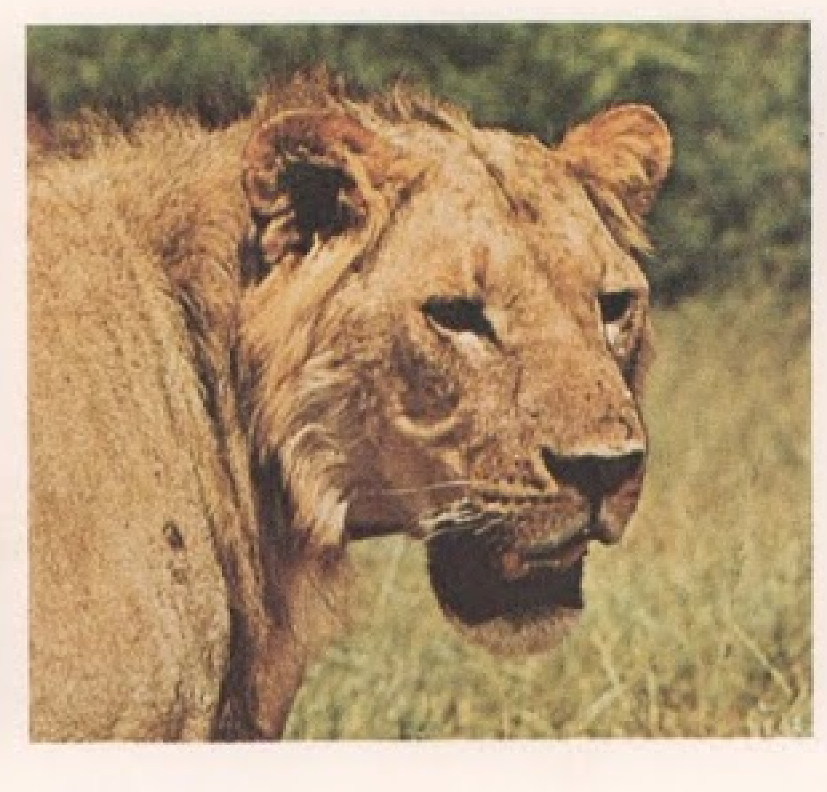
Si l'on observe le graphique ci-dessous à droite, on remarquera les trois grandes lignées selon lesquelles s'est faite l'évolution des mammifères actuels : en bleu, les marsupiaux ; en marron, les placentaires ; en jaune, les monotrèmes. On voit immédiatement comment la grande radiation évolutive s'est produite au Crétacé, en concomitance avec la disparition des dinosaures.
Les marsupiaux, apparus au Crétacé, dérivent probablement d'un groupe de mammifères déjà présents au Jurassique, les pantothériens ; ils ne présentent pas de grandes variations évolutives au cours de leur histoire. Toujours au Crétacé, et à partir des pantothériens, se sont différenciés les placentaires. On distingue parmi eux les protothériens, dont descendent tous les carnivores, les primates et de nombreux groupes, et les condylarthres, origine commune de tous les herbivores présents actuellement sur notre planète. Tous les animaux dérivés des deux branches initiales ne sont pas parvenus jusqu'à nous : chez les protothériens se sont éteints, par exemple, les créodontes et les tæniodontes ; chez les condylarthres, un grand nombre de groupes ont disparu. L'origine des monotrèmes est incertaine : quelques savants soutiennent qu'ils sont dérivés des triconodontes, d'autres que les monotrèmes ne doivent pas être considérés comme des mammifères à cause des nombreux caractères reptiliens qu'ils manifestent.
De même que les dinosaures furent les grands dominateurs de l'ère mésozoïque, de même les mammifères ont été les grands protagonistes de l'ère cénozoïque et ils le sont encore aujourd'hui, après 64 millions d'années de domination incontestée.

Les dicynodontes

Sur la photographie ci-dessous, un crâne de *Dicynodon*, reptile mammalien du groupe des thérapsidiens, trouvé dans les couches du Permien supérieur du Karroo en Afrique du Sud. Les dicynodontes s'éteignirent au Triasique supérieur.









Les marsupiaux

Les marsupiaux sont des mammifères pourvus d'une cavité incubatrice ventrale, ou *marsupium* (littéralement, « bourse »). La femelle accouche d'un embryon vivant mais non complètement développé ; la mère aide le petit à entrer dans la cavité marsupiale, où il s'attache durablement à une tétine. Quand le petit abandonnera la cavité marsupiale, il continuera à être allaité par la mère jusqu'au sevrage, mais avec un type de lait différent.

Les placentaires

Ce sont assurément les mammifères les plus évolués. L'embryon se développe dans l'utérus de la mère, bien protégé par son corps ; la nourriture passe à travers le placenta par un système de vaisseaux sanguins qui ont aussi la propriété d'écouler les déchets produits par l'embryon. Certains petits, à peine nés, sont en état de marcher, tandis que d'autres ont encore besoin des soins maternels pendant longtemps.

Les monotrèmes

Ce sont les mammifères aux caractéristiques les plus archaïques. Les embryons des monotrèmes se développent à l'intérieur d'un œuf qui se forme dans l'utérus de la mère et qui est porté dans une cavité marsupiale (comme chez les échidnés) ou déposé dans un nid. L'allaitement se fait sur un mode primitif : le petit lèche le lait produit par une double rangée de petites glandes et qui baigne les poils du ventre maternel.

PLÉISTOCÈNE
PLIOCÈNE
MIOCÈNE
OLIGOCÈNE
ÉOCÈNE
PALÉOCÈNE
CRÉTACÉ
JURASSIQUE
TRIASIQUE

Marsupiaux
Edentés
Pholidotes
Lagomorphes
Rongeurs
Primates
Dermoptères
Chiroptères
Insectivores
Carnivores
Cétacés
Tubulidentés
Artiodactyles
Périssodactyles
Hyracoïdés
Proboscidiens
Siréniens
Monotrèmes

Litopternes
Notongulés
Desmostyles
Créodontes
Astrapothériens
Embrytopodes
Amblipodes
Protothériens
Tæniodontes
Tyllodontes
Condylarthres
Docodontes
Multituberculés
Pantothériens
Morganucodon
Triconodontes
Symétrodontes
Kuehneotherium

Les ammonites

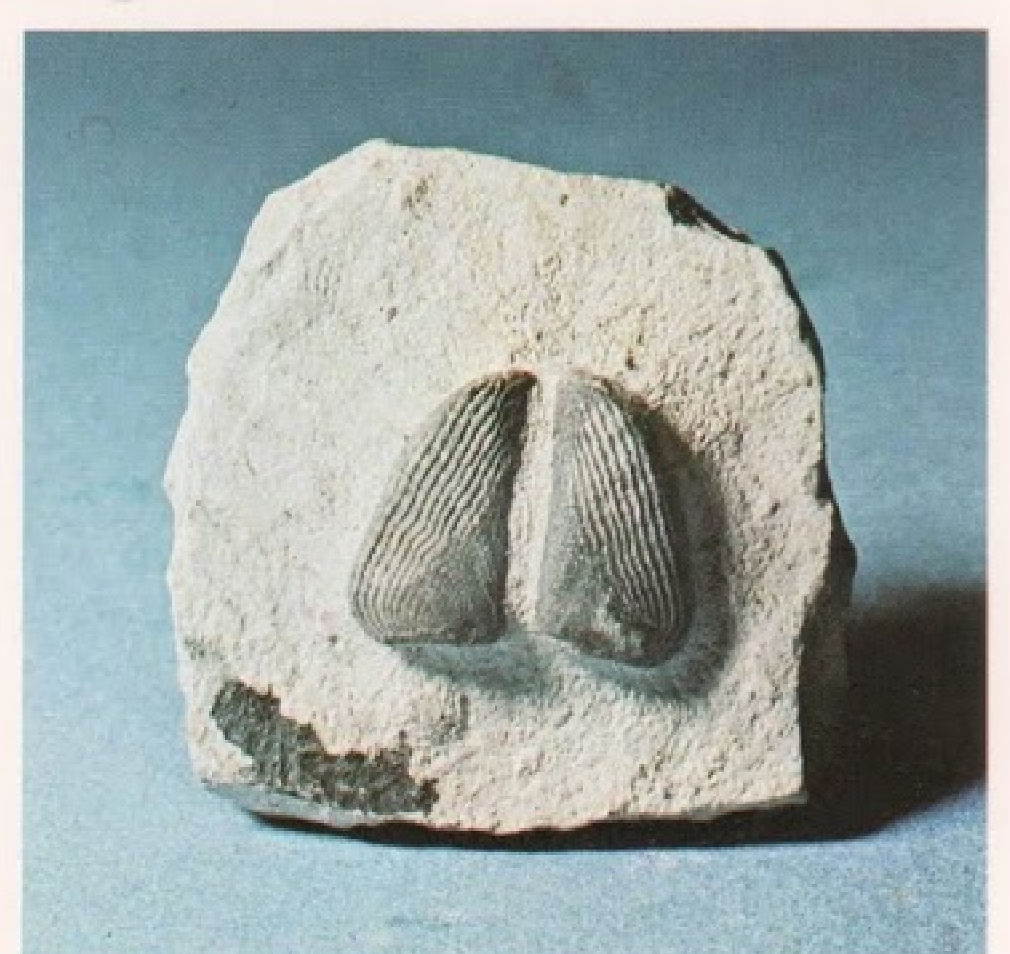
Les ammonoïdés, communément appelés ammonites, sont au nombre des fossiles marins les plus connus et les plus abondants de l'ère mésozoïque. Ils appartiennent aux mollusques céphalopodes et possédaient une coquille externe diversement ornée, tournée le plus souvent en forme de spirale plane. Celle-ci, comme dans l'actuel *Nautilus,* était subdivisée en cellules successives séparées par des cloisons. La ligne d'insertion des cloisons sur la coquille, généralement visible même sur les fossiles de rencontre, est appelée ligne de suture ; sur les ammonites du Jurassique et du Crétacé, elle arrivait à former un dessin très compliqué. La ligne de suture est une des caractéristiques utilisées pour la classification zoologique de ces animaux. Les ammonites connurent leur période de plus grande diffusion à partir du Triasique : leur abondance dans les roches, leur vaste diffusion géographique et leur évolution rapide leur donnent une importance primordiale pour la subdivision stratigraphique des sédiments marins du Mésozoïque.



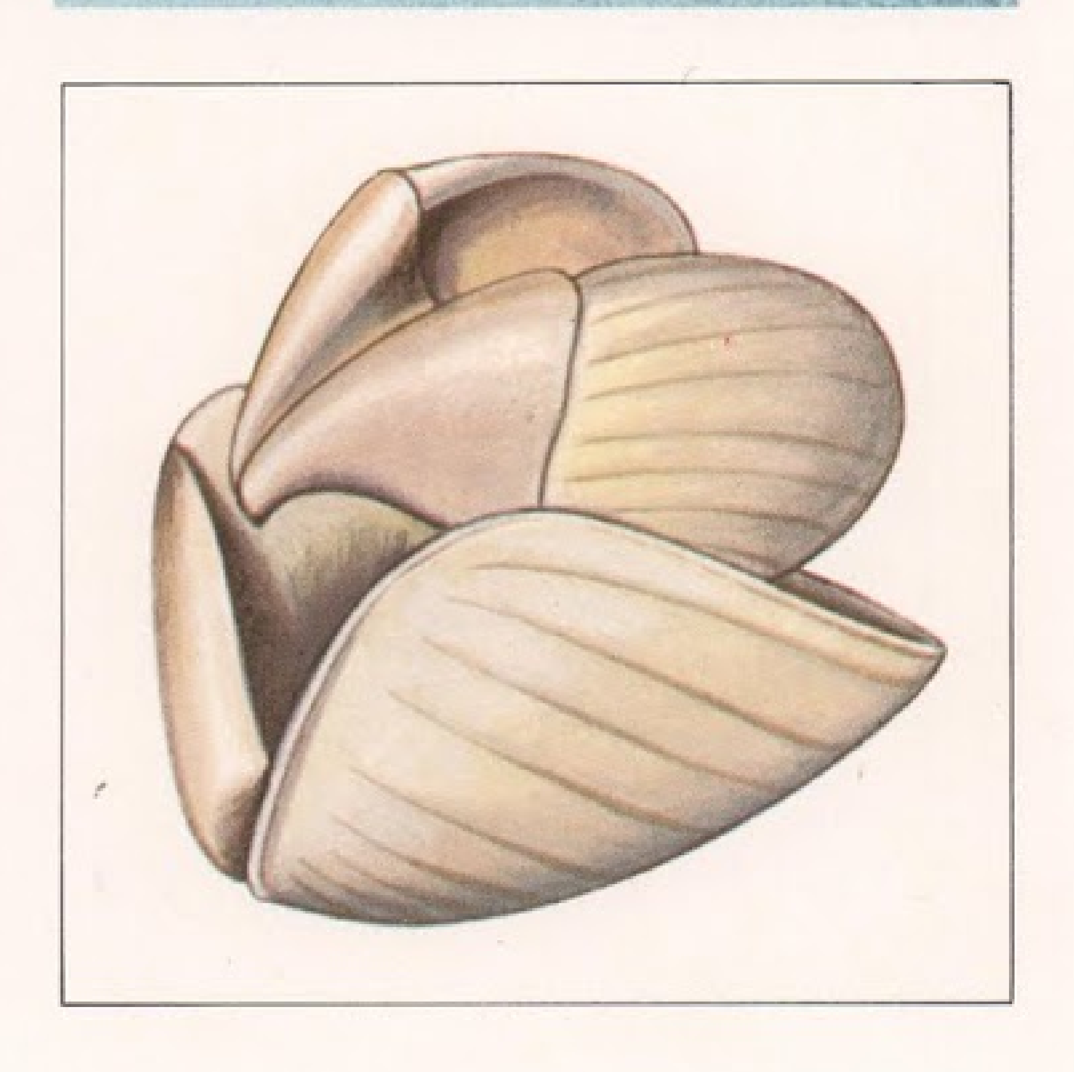


Évolution des ammonites
Le schéma montre les modalités de l'évolution des grands groupes d'ammonites. Selon toute probabilité, les formes les plus primitives d'ammonites dérivent d'un groupe assez voisin des nautiloïdes à coquille déroulée (non roulée en spirale), les *Bactritida.* À partir de ce groupe se développèrent, à l'ère paléozoïque, les *Goniatida* et les *Clymeniida,* à ligne de suture très simple et ornementation réduite ou absente. Au début de l'ère mésozoïque, au Triasique, les *Ceratitida* connurent un développement remarquable ; elles sont caractérisées par une ligne de suture encore peu dentelée et donnèrent naissance à trois grands groupes : les *Lytoceratida,* les *Ammonitida* et les *Phylloceratida,* qui eurent un développement extraordinaire au Jurassique et au Crétacé. Ces groupes offrent les formes les plus riches et les plus diverses pour l'ornementation et pour la complication des lignes de suture. Aucun de ces groupes ne survécut à la crise biologique qui marqua la fin de l'ère mésozoïque.

Ammonites
Ammonite du genre *Amaltheus* (photographie ci-dessus), ayant vécu au début de la période jurassique. Durant cette période, les ammonites atteignirent leur plus grande diffusion. On notera la coquille tournée de façon caractéristique en spirale plane et l'ornementation élégante aux crêtes régulièrement espacées.

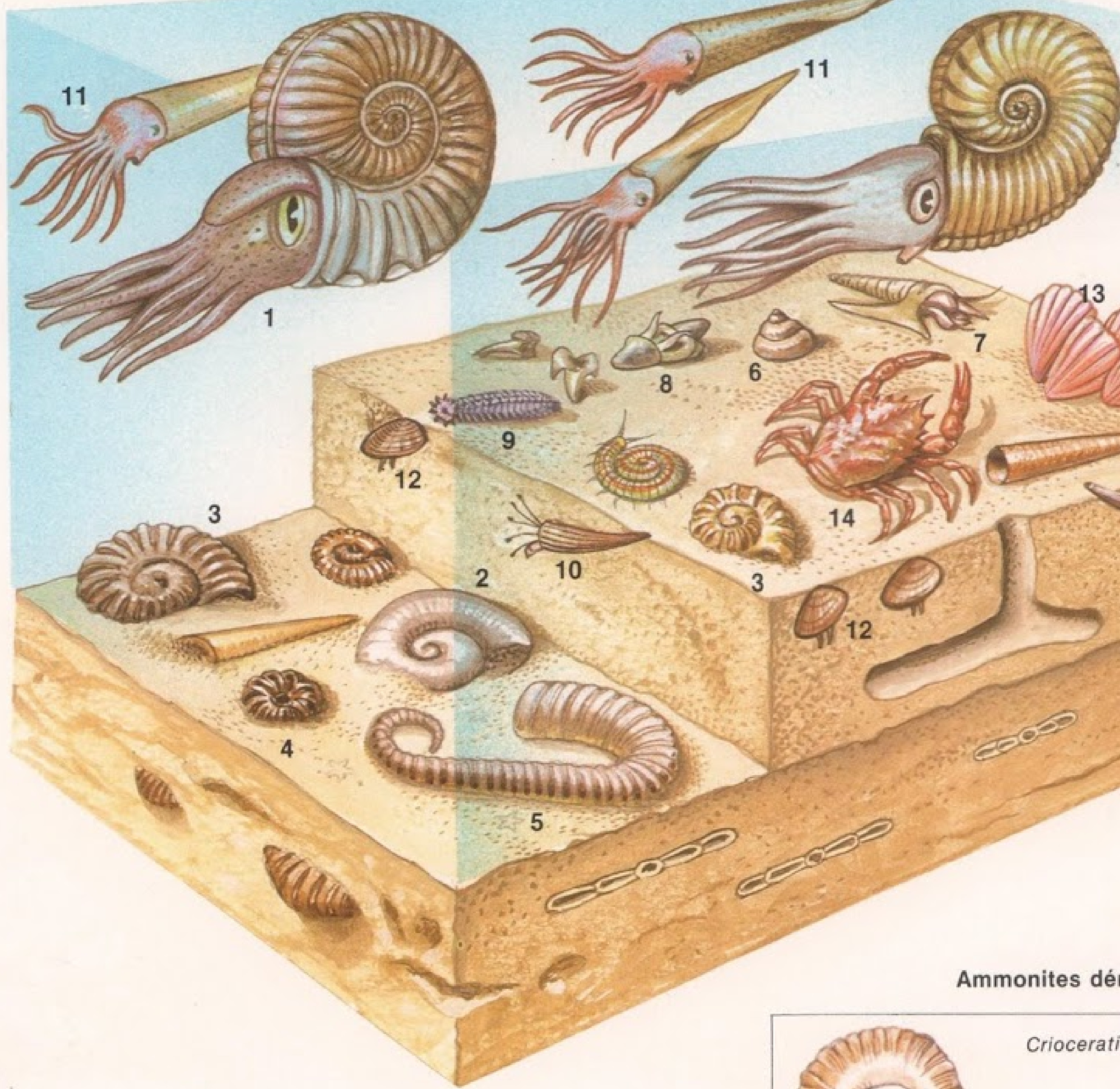


Les *aptychi*
La coquille n'est pas la seule partie conservée des ammonites : dans les terrains mésozoïques, les restes de structures calcaires (simples ou géminées) sont très nombreux ; on les appelle des *aptychi* (voir photographie ci-contre). Par le passé, les *aptychi* ont été interprétés comme des restes de crustacés ou comme des opercules disposés pour fermer la coquille. Il semble bien plutôt qu'ils se soient développés comme parties de l'appareil masticatoire et qu'ils n'aient acquis qu'ensuite la fonction d'opercule.
Le dessin ci-contre montre comment devait se présenter l'appareil masticatoire des ammonites, semblable à celui des céphalopodes actuels tels que la seiche et le polype.

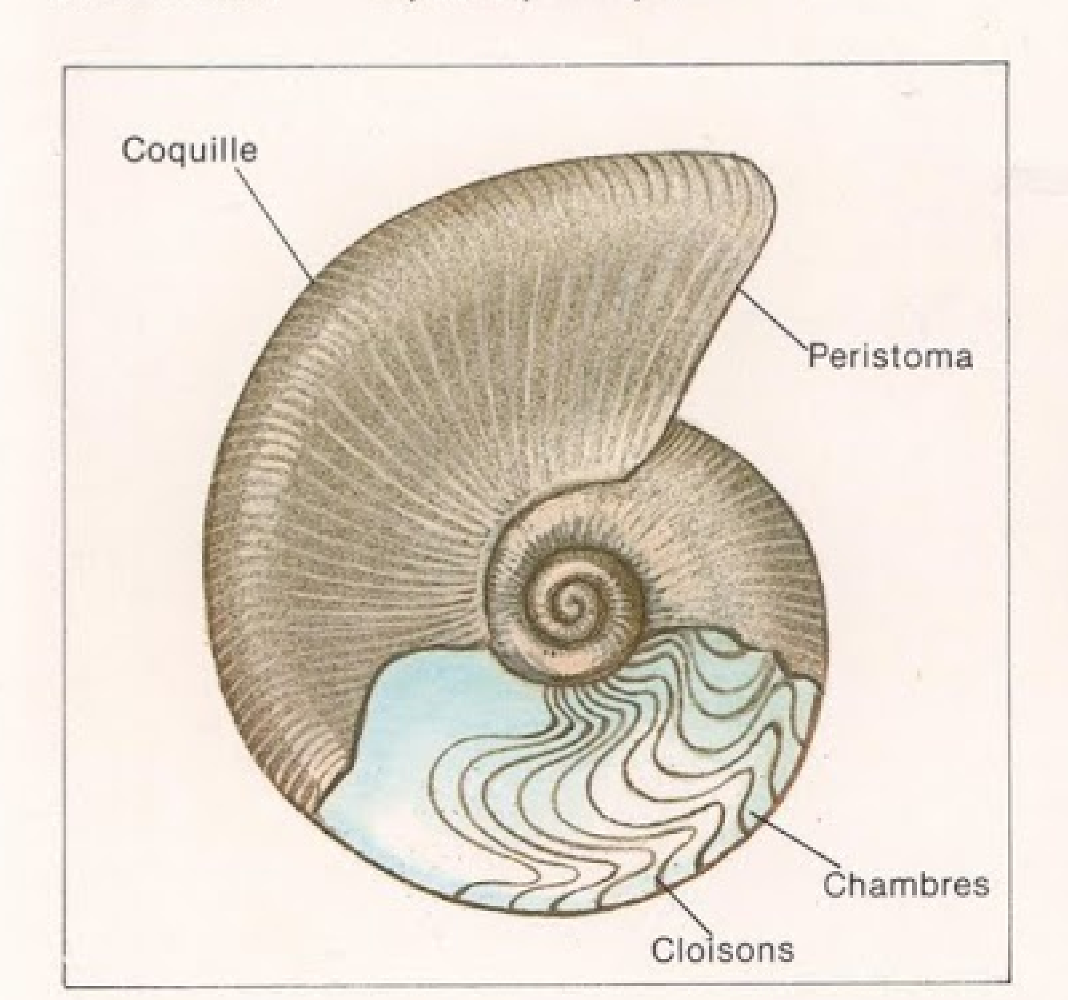


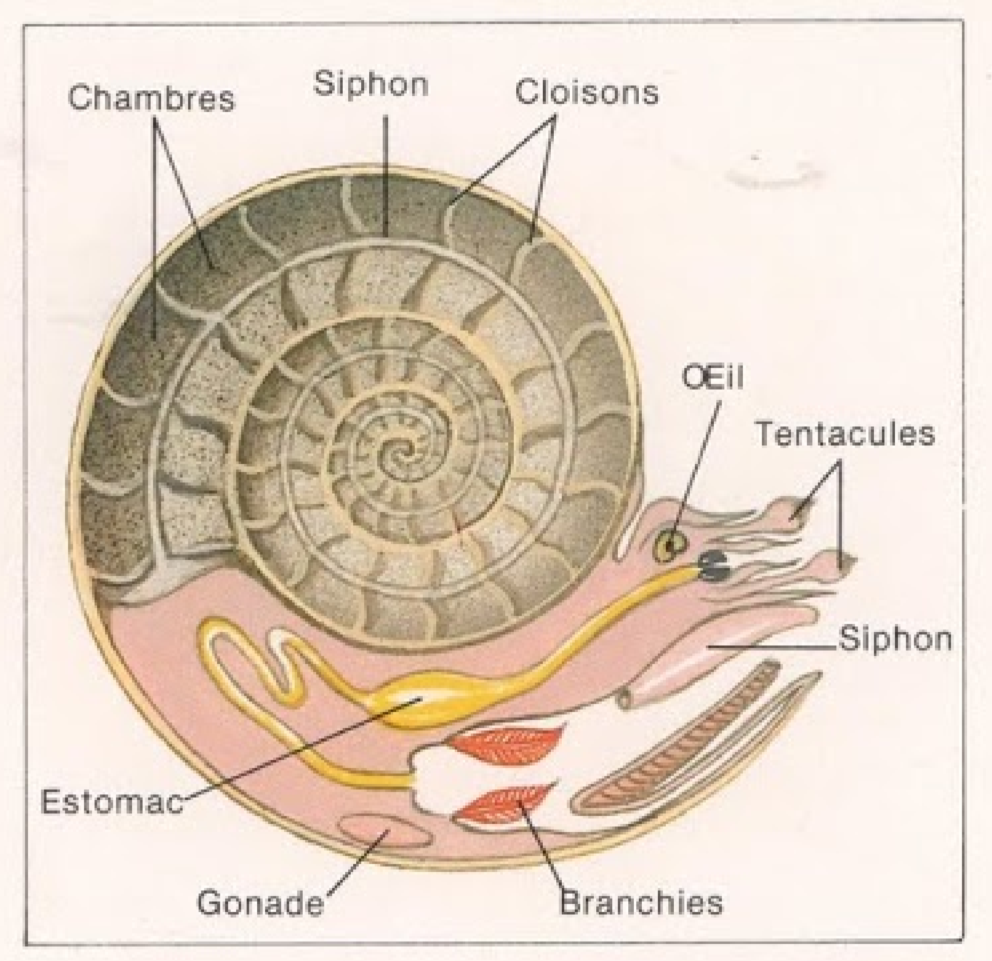
Morphologie des ammonites

Les mollusques céphalopodes actuels possèdent pour la plupart une coquille interne (ainsi, par exemple, le fameux « os de seiche » cher aux canaris et autres serins), alors que seul le *Nautilus* possède une coquille externe. Celle-ci présente des analogies remarquables avec la coquille des ammonites, aussi bien du point de vue morphologique que du point de vue fonctionnel : la coquille du *Nautilus,* comme celle des ammonites, sert de flotteur ; les compartiments de la coquille peuvent être, en effet, remplis ou vidés de liquide grâce à un siphon : cela permet de faire varier le poids spécifique de l'animal, donc de le faire monter ou descendre dans l'eau.
Sur le dessin ci-dessous à gauche, schéma de la coquille d'une ammonite ; sur celui de droite, section d'un *Nautilus* actuel.



Ammonites : 1) *Mortonceras*
2) *Anahoplites*
3) *Hysteroceras*
4) *Dimorphoplites*
5) *Hamites*
Gastéropodes : 6) *Pleurotomaria*
7) *Anchura*
8) *Gyrodes*
Crinozoaires : 9) *Nielsenicrinus*
Scaphopodes : 10) *Dentalium*
Cephalopodes : 11) *Neohibolites*
Bivalves : 12) *Nuculana*
13) *Actinoceramus*
Crustacés : 14) *Notopocorystes*

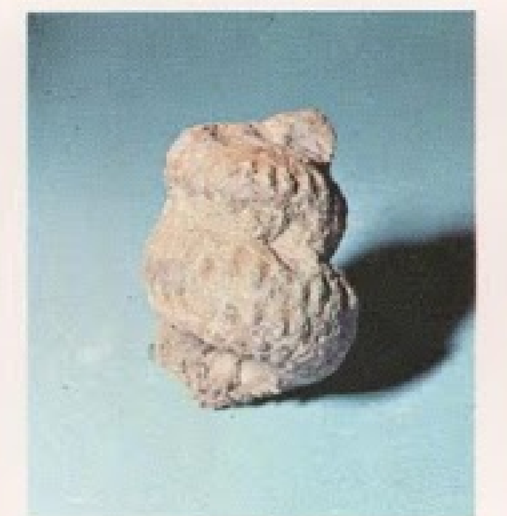




Ammonites déroulées







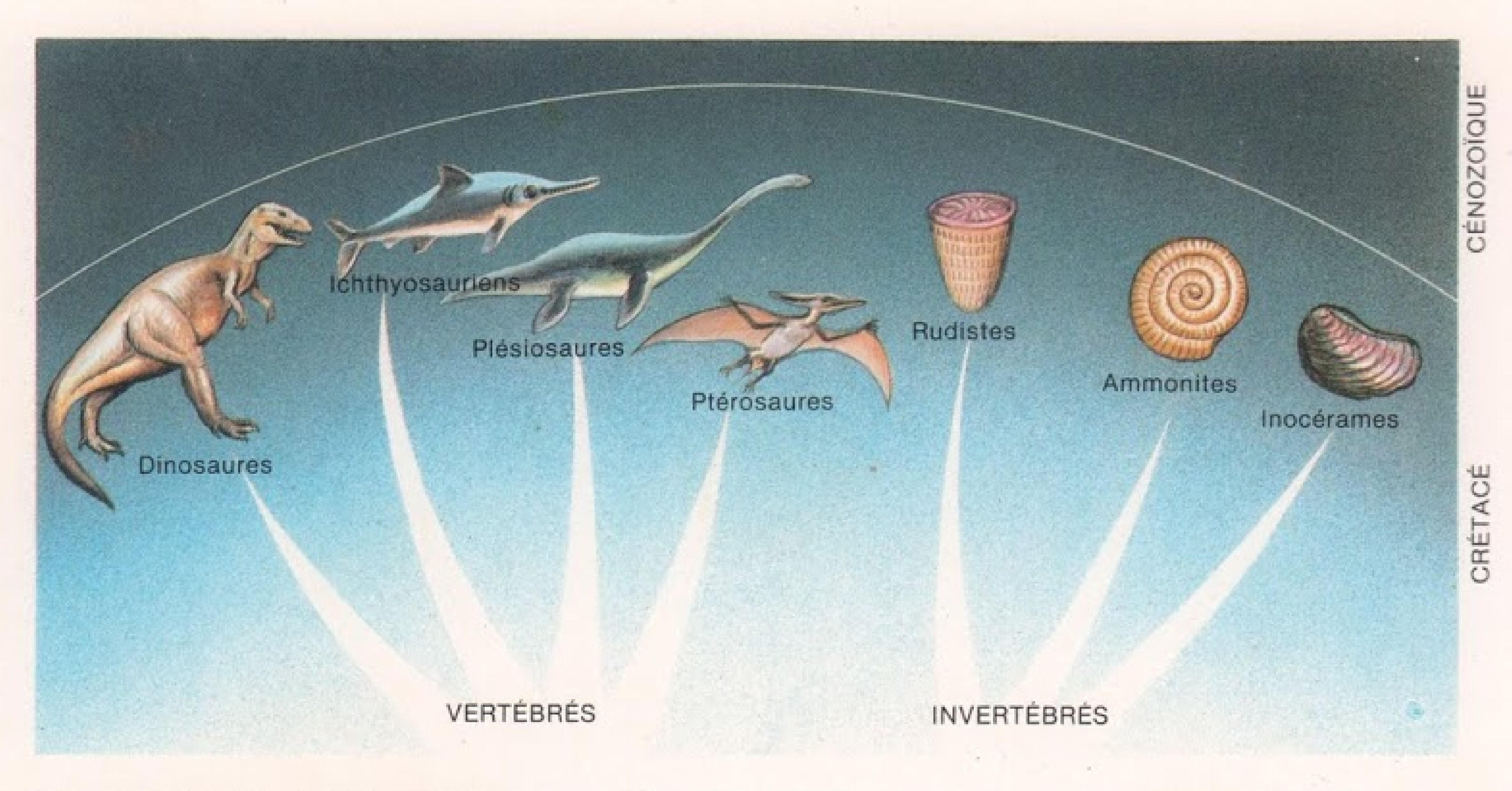


Les formes des ammonites

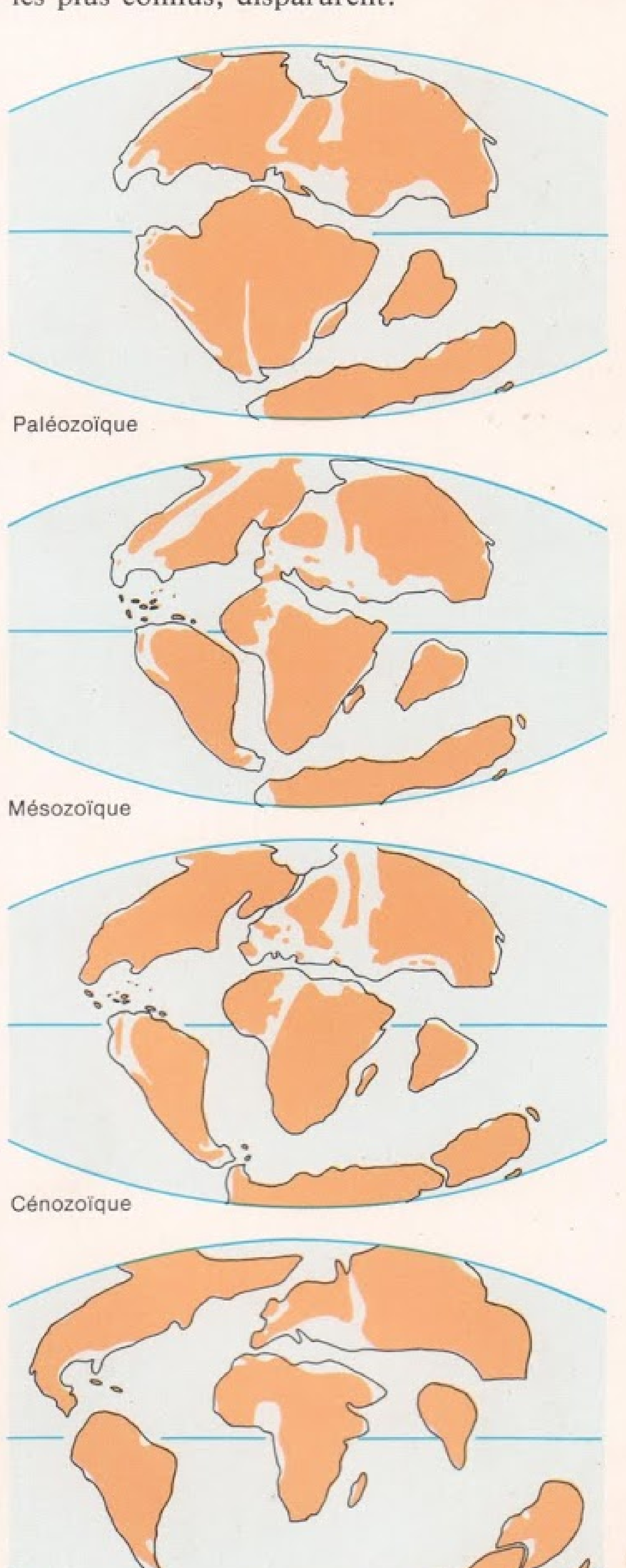
Les ammonites atteignirent, au Mésozoïque, des proportions énormes, comme dans le cas de l'exemplaire de *Parapuzosia* (photographie ci-contre). Outre les coquilles tournées en spirale plane se développèrent églement des formes « en colimaçon », semblables à celles que nous connaissons chez les gastéropodes (photographie ci-dessus, à gauche) et des formes déroulées comme dans le genre *Hamites* (photographie ci-dessus, à droite).

Les grandes disparitions

L'un des problèmes qui continuent à captiver les paléontologues est sans conteste celui de la disparition de certains groupes d'animaux, phénomène fréquent et soudain au cours de l'histoire de notre planète. Ce phénomène se manifeste de façon très visible à deux reprises au moins : à la fin du Permien et à la fin du Crétacé. La crise du Paléozoïque intéressa surtout les organismes marins, spécialement les trilobites et les graptolithes ; pendant la crise du Crétacé supérieur, les ammonites et les dinosaures, les plus connus, disparurent.



Les extinctions à la fin du Crétacé
L'extinction d'un groupe animal est un phénomène très important et mystérieux. Dans les vingt dernières années, de nombreuses théories ont affronté les feux de la rampe pour justifier ce phénomène ; tout le monde scientifique a produit des théories : certaines sont acceptables et discutables, d'autres doivent être simplement considérées comme des élucubrations dignes de la science-fiction. Sur le croquis ci-dessus sont figurés les principaux groupes qui s'éteignirent à la fin du Crétacé, voici 65 millions d'années.



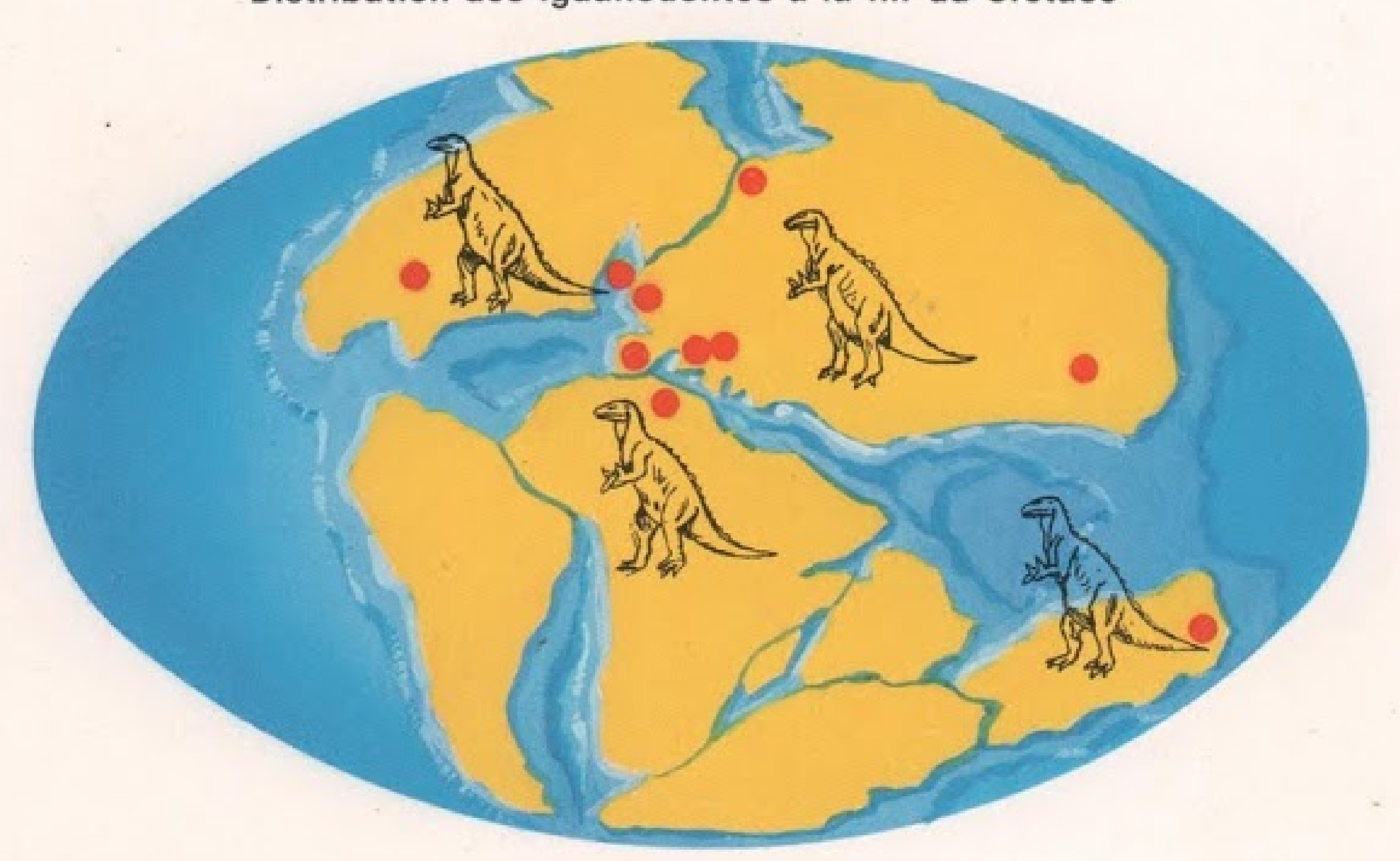
La dérive des continents
Les cartes ci-contre illustrent les modifications subies par la géographie de notre planète au cours des ères successives : les continents se sont éloignés puis rapprochés de nombreuses fois avant d'atteindre leur position actuelle. Ce phénomène entre dans le cadre de la théorie dite de la « tectonique des plaques ». Au Paléozoïque supérieur, et plus précisément à la fin du Permien, les continents s'unirent pour former une masse continentale unique appelée « Pangea », différenciée climatiquement en deux « supercontinents », l'un au nord (la Laurasie), l'autre du sud (le Gondwana). La réunification des blocs continentaux coïncide avec la disparition de certains groupes d'invertébrés marins, parmi lesquels les trilobites et les graptolithes. Au Mésozoïque, à la période jurassique, les continents commencèrent à s'éloigner l'un de l'autre, et de nouveaux océans se formèrent, dont l'océan Atlantique. Les fossiles viennent confirmer ces mouvements de dérive, et en particulier un groupe de dinosaures dont des exemplaires se trouvent sur des continents séparés. On ne pouvait pas comprendre comment ces animaux avaient réussi à traverser les océans pour occuper des îles isolées comme l'Australie ; le mystère fut levé lorsqu'on établit qu'à l'époque où vivaient ces dinosaures, les masses continentales étaient réunies : ce groupe de reptiles avait donc pu peupler des zones du globe aussi éloignées aujourd'hui.

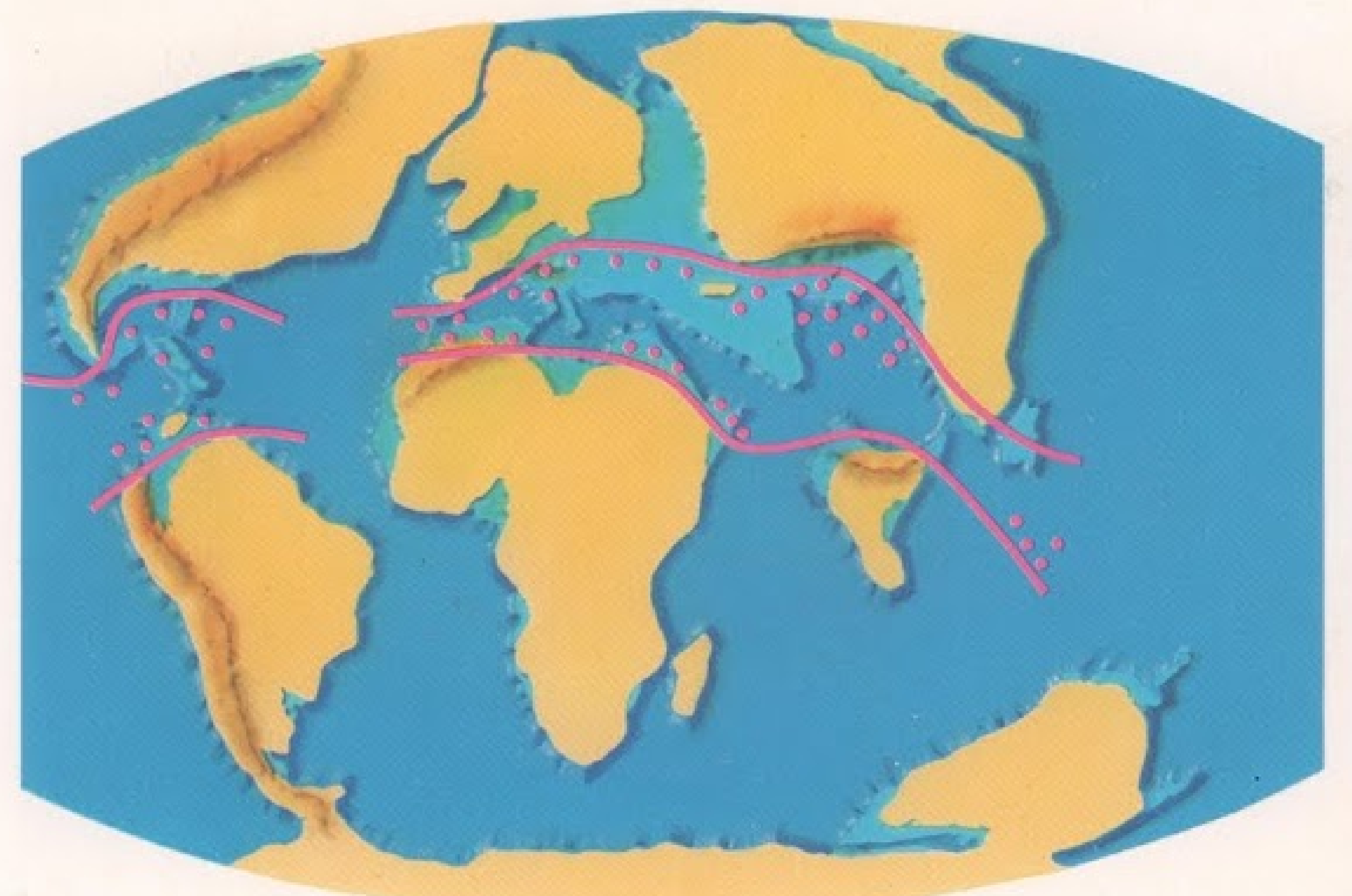


La disparition des ammonites
Les ammonites sont sans aucun doute un des groupes fossiles les plus connus par l'abondance des trouvailles. Récemment encore, on soutenait qu'elles avaient vécu indistinctement dans toutes les mers ; mais, quand on découvrit que toutes les formes n'étaient pas attestées dans le même milieu marin, il devint clair que la vie des ammonites était liée à des facteurs physiques de température et de salinité des eaux. Ainsi, quand au Crétacé se produisirent des variations du milieu ambiant à cause du mouvement des continents, ce groupe animal ne sut pas s'adapter et disparut.



Distribution des iguanodontes à la fin du Crétacé

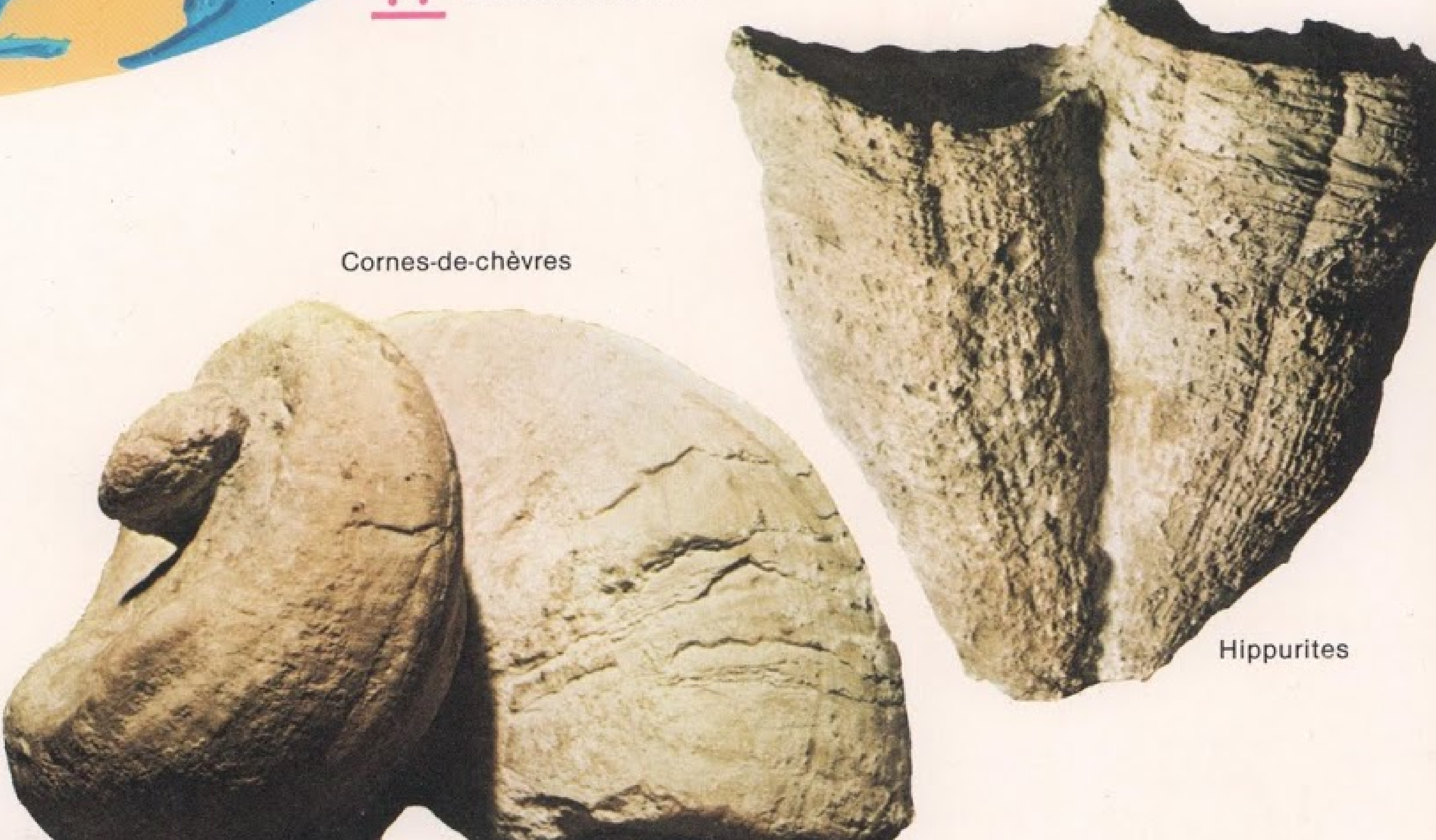




Les barrières coralliennes

Sur la carte ci-contre, on remarquera qu'un grand nombre de barrières coralliennes étaient présentes au Crétacé dans une mer longue et étroite appelée « Thétis ». Les récifs coralliens étaient peuplés, outre les coraux constructeurs, par d'autres groupes d'animaux aux formes étranges, aujourd'hui disparus. Il s'agit des cornes-de-chèvres (ci-dessous, à gauche) et des hippurites (ci-dessous, à droite), bivalves à la coquille bizarre. Dans le premier cas, la coquille est tournée en forme de corne, dans le second elle croît comme un corail. Dans les deux cas, une des valves se réduit jusqu'à constituer un opercule : ces formes sont dites de convergence, dans la mesure où ces lamellibranches adaptèrent leur coquille au récif dans les anfractuosités duquel ils vivaient. Avec la disparition du supercontinent *Pangea, Thétis* se trouva également entraînée dans le mouvement de dérive des masses continentales qui se faisaient face de part et d'autre de cette mer; elle se transforma d'abord en une série de petits bassins marins, puis disparut. Avec elles disparurent également ces barrières coralliennes exceptionnelles et ces étranges animaux.

Barrières cotaliennes



Les théories

Pour expliquer l'extinction des dinosaures et des ammonites et la disparition des grandes barrières coralliennes, les savants ont proposé de nombreuses théories. Certains scientifiques expliquent la disparition de ces groupes par l'explosion d'une étoile et les radiations cosmiques qui auraient bombardé la Terre. Mais cela ne justifie pas la survie de groupes voisins des espèces disparues. Une autre théorie soutient que les ammonites et les dinosaures, ayant atteint, au Crétacé supérieur, le stade final de leur évolution, ont rapidement vieilli puis disparu.

On peut, en fait, avancer raisonnablement que les extinctions du Crétacé supérieur furent le fait d'un enchaînement de facteurs : la séparation du supercontinent *Pangea* et la formation de continents isolés, les variations de climat et de milieu ambiant dues à ce mouvement tectonique, et les variations du niveau des mers qui augmenta sensiblement au Crétacé pour descendre très bas par la suite. Au milieu de ces bouleversements énormes, les groupes d'animaux qui avaient un rapport trop étroit avec leur niche écologique ne réussirent pas à s'adapter et disparurent.

Les dinosaures

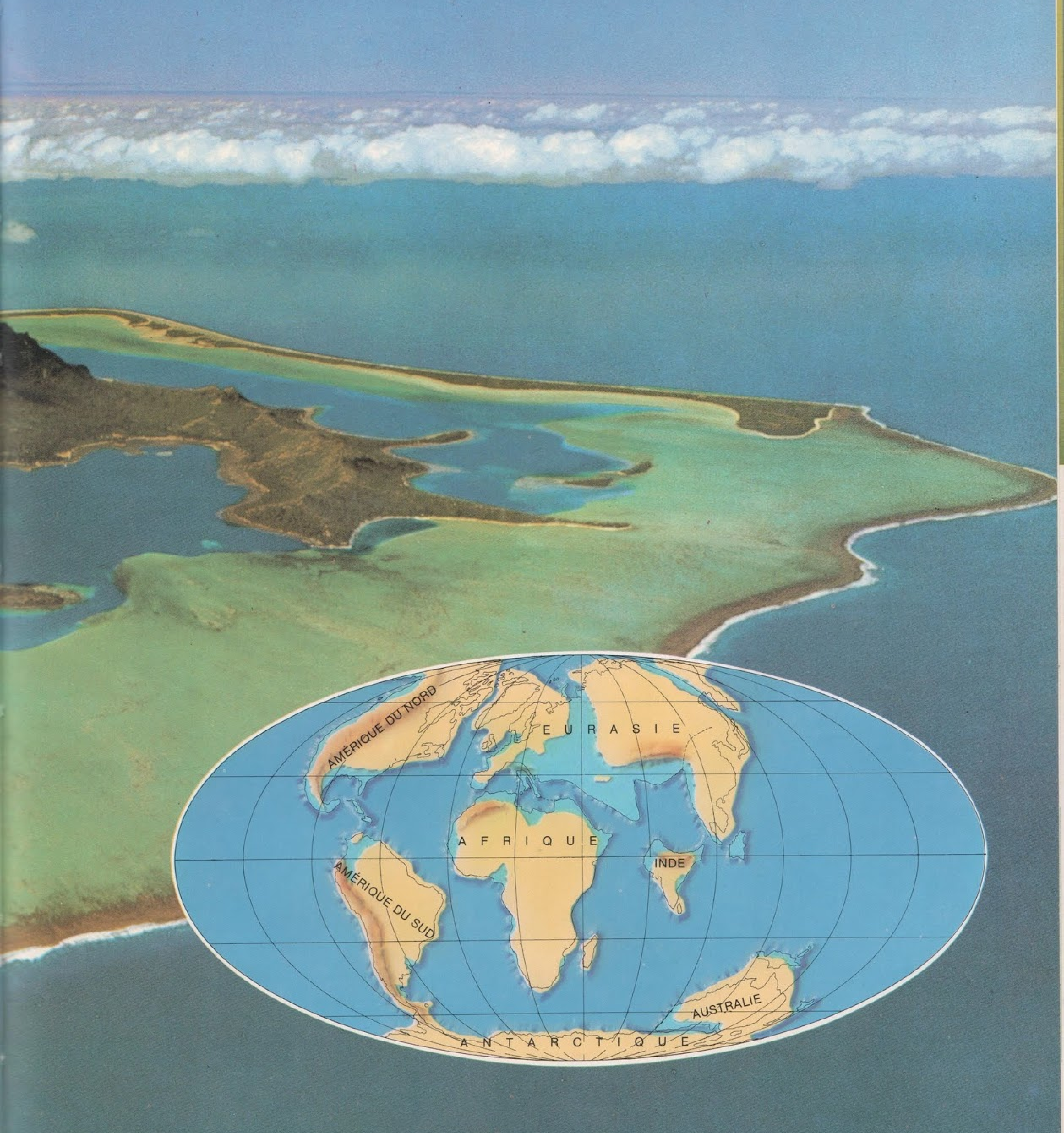
Les dinosaures peuplaient une bonne partie de la superficie terrestre, surtout les zones à température constante comme les bassins lacustres et les bandes climatiques particulièrement tranquilles comme les tropiques actuels. Quand les masses continentales se déplacèrent, non seulement le climat changea avec des variations de pluviosité et de température, mais, en outre, les bassins dont les bords étaient peuplés de dinosaures furent en partie remplis par la mer. Ainsi, ces animaux si étroitement liés au milieu ambiant ne réussirent pas à se mettre en route pour trouver un endroit plus accueillant; ce déplacement était du reste inutile puisque les continents n'étaient plus en connexion. Les dinosaures s'éteignirent. Sur la photographie ci-contre, un paléontologue dégage des os fossiles de dinosaures dans le Dinosaur National Park de l'Utah.

L'ère cénozoïque, ou ère tertiaire, ou encore « de la vie récente », est la partie de l'histoire terrestre comprise entre 65 et 2 millions d'années avant notre ère. On la divise en cinq périodes qui sont, de la plus ancienne à la plus récente : le Paléocène, l'Eocène, l'Oligocène, le Miocène et le Pliocène. Le Cénozoïque est aussi appelé l'« ère des mammifères », à cause de la grande diffusion qu'ils connurent à cette période. En effet, à la disparition des dinosaures, les mammifères trouvèrent libres les nombreuses niches écologiques primitivement occupées par ces reptiles mystérieux et fascinants ; ils se répandirent donc rapidement sur tous les continents. Les mammifères, aussi bien herbivores que carnivores, occupèrent d'abord les sous-bois et les forêts puis s'aventurèrent dans les grandes plaines, passant de formes assez petites à des formes parfois gigantesques. Ils occupèrent aussi les airs, avec les chauves-souris, et les mers, avec les baleines et les dauphins ; ils peuplaient ainsi la niche écologique propre aux ichthyosaures durant le Mésozoïque. Le Cénozoïque fut caractérisé par une certaine stabilité climatique qui favorisa l'expansion évolutive de la faune et de la flore. L'aspect géographique de la planète subit quelques modifications importantes pour atteindre, à la fin de l'ère, un aspect semblable à l'actuel ; pendant ce temps se formaient d'imposants reliefs montagneux, parmi lesquels les Alpes.



L'ère cénozoïque

Période	Millions d'années avant notre ère
Pliocène	5
Miocène	22
Oligocène	40
Eocène	55
Paléocène	65





Les mammifères placentaires
Parmi les premiers mammifères placentaires, les plus spectaculaires étaient adaptés à une vie arboricole et pourvus de structures leur permettant de voler; ils appartiennent au groupe des dermoptères, comme le *Planetotherium* (dessin à gauche) : il habitait l'Amérique du Nord et l'Europe au Paléocène. En même temps que cet étrange animal vivaient des écureuils, des marmottes et les premiers lagomorphes, ancêtres des lapins actuels. Les forêts étaient donc densément peuplées de petits mammifères et un de leurs groupes, celui des condylarthres, occupa le sous-bois et les premières plaines. À partir des condylarthres se différencièrent ensuite les périssodactyles et les artiodactyles, mammifères herbivores typiques.

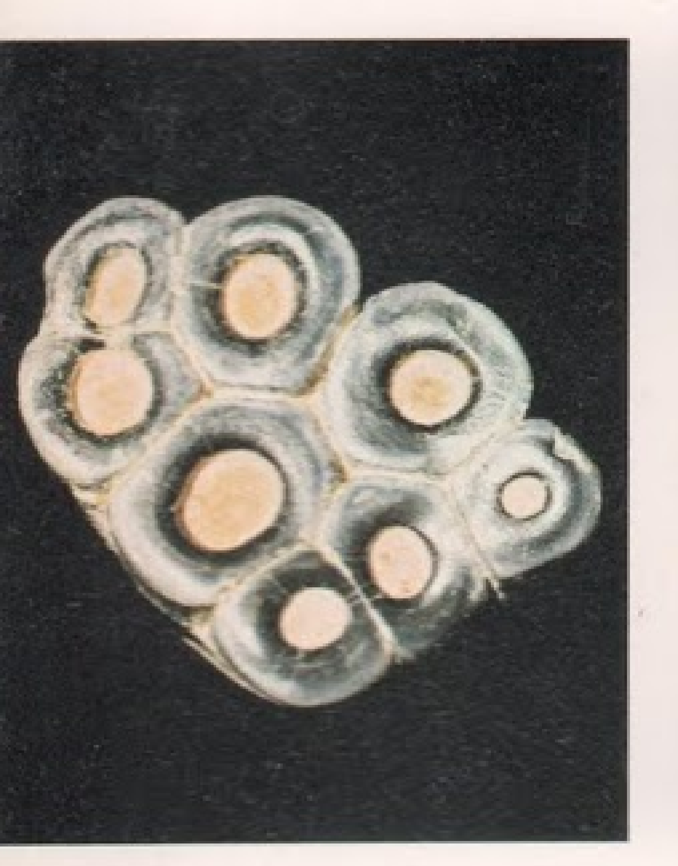
L'évolution des mammifères

Les mammifères, descendants des reptiles synapsides, étaient déjà présents sur la terre ferme quand les dinosaures en étaient encore les maîtres incontestés. Les premiers mammifères, de la taille d'une musaraigne, avaient des habitudes nocturnes. À la disparition des dinosaures, ils occupèrent rapidement différentes niches écologiques tout en se limitant, pour plusieurs millions d'années encore, à une vie arboricole et de sous-bois. Dès la phase initiale de leur évolution, les mammifères se divisèrent en deux groupes du point de vue de la nutrition : les carnivores et les herbivores. Les uns et les autres avaient deux ennemis : les diatrimes géants, oiseaux incapables de voler, sur la terre ferme; les crocodiles, dans les fleuves et les lacs.
Au cours de leur évolution, les mammifères se différencièrent en trois groupes principaux : les monotrèmes, actuellement présents en Australie et en Nouvelle-Guinée, qui constituent le groupe le plus primitif, auquel appartient le curieux ornithorynque; les marsupiaux, présents en Amérique et en Australie; les mammifères placentaires, enfin, auxquels appartient l'homme.

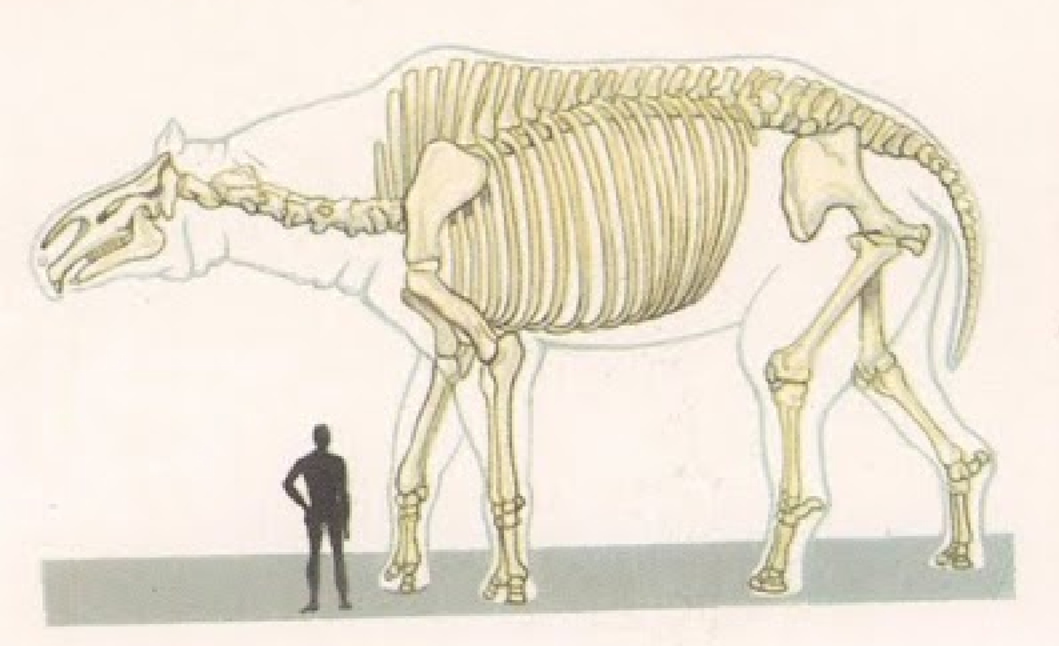
Les édentés
L'un des groupes les plus intéressants qui peuplèrent l'Amérique du Sud est assurément celui des édentés, ainsi nommés pour la forme très simple (ou pour la totale absence) de leurs dent. A ce groupe appartiennent les glyptodons, semblables aux tatous, à carapace pesante et la queue munie d'aiguillons comme les masses d'arme des chevaliers du Moyen Age, ainsi que les tatous actuels et les bradypodidés, géants débonnaires aux habitudes terestres (ci-contre, un *Megatherium*), munis d'ongles puissants qui leur servaient à creuser ou à attraper les feuilles sur les arbustes trop élevés.



Les dents
Les mammifères se distinguent des reptiles par une série de structures : le pelage, la présence d'une oreille complexe, le mode de reproduction et surtout les dents. Chez les reptiles, elles sont simples et peu différenciées, servant surtout pour attraper la proie; chez les mammifères, elles sont utilisées également pour mastiquer. En bas, à gauche, dents de *Demostylus;* à droite, dents typiques d'un omnivore du Quaternaire, le lion des montagnes.







Les grands herbivores

Deux groupes parallèles d'herbivores se différencièrent au cours de l'évolution des mammifères : les périssodactyles et les artiodactyles. Dérivés tous les deux d'une souche commune, ils se distinguaient surtout par leur façon de marcher et de courir. Chez les périssodactyles, le nombre des doigts des pattes avant et arrière est toujours impair : par exemple, le cheval en possède un et le rhinocéros trois. Chez les artiodactyles, le nombre des doigts est pair : ainsi pour les cervidés et les hippopotames. À ces deux groupes appartiennent indifféremment des animaux agiles et véloces, ou bien massifs. Parmi les périssodactyles qui atteignirent des dimensions vraiment remarquables, il faut relever le *Baluchitherium* (dessin ci-dessus), qui pouvait avoir jusqu'à 8 mètres de long et 5 mètres de hauteur au garrot.



Les mammifères monotrèmes

L'ornithorynque (photographie ci-dessus) appartient à un groupe de mammifères très primitifs : les monotrèmes. Leur reproduction est ovipare et ils ont encore d'autres caractéristiques des reptiles. À peine nés, les ornithorynques se nourrissent en léchant le lait produit par une double série de petites glandes placées sur le ventre de la mère : à la différence des mammifères plus évolués, les femelles d'ornithorynque ne possèdent pas de tétines.

Les oréodons

Le crâne photographié ci-dessous est celui d'un *Oreodon*, artiodactyle très répandu en Amérique du Nord durant l'Oligocène. L'*Oreodon* peuplait les rives des fleuves et des lacs ; il possédait des molaires et des prémolaires adaptées à un régime herbivore, tout en conservant des canines très développées comme caractéristique archaïque.

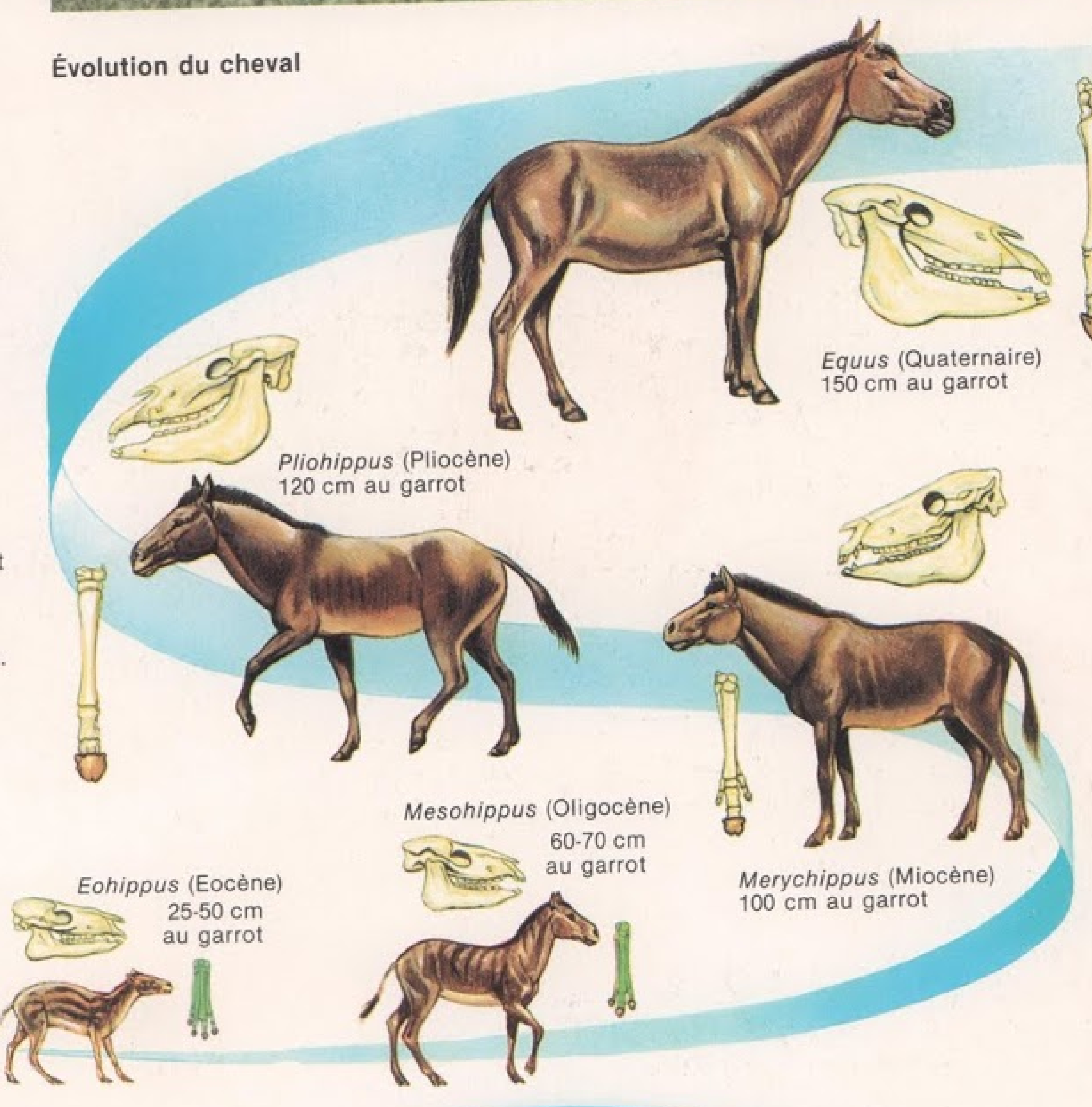


L'histoire du cheval

Un des exemples classiques de l'évolution est assurément celle du cheval. La découverte de nombreux restes de ces animaux a permis de restituer l'histoire de leur évolution. Le plus ancien représentant des équidés, l'*Eohippus*, plus exactement appelé *Hyracotherium*, peupla l'Amérique septentrionale et l'Europe à l'Éocène : c'était un individu de taille très réduite, un peu plus grand qu'un lièvre, qui habitait les bosquets et les forêts. À l'Oligocène, les dimensions du cheval atteignirent celles d'un chien de grosse taille. Le cheval de l'Éocène comme celui de l'Oligocène s'appuyaient sur le sol par trois doigts de chaque membre. Au Miocène, le *Merychippus* conquit la prairie : les dents se transformèrent, car elles devaient mastiquer des herbes plus dures ; les membres se modifièrent également en s'adaptant à la course : un gros doigt central se développa cependant que les doigts latéraux ne touchaient plus le sol. Au Pliocène, avec le *Pliohippus*, les chevaux prirent une forme plus très éloignée de l'actuelle, mais de dimensions plus réduites. Le *Pliohippus* habitait les prairies d'Amérique du Nord, et c'est véritablement sur ce continent que les chevaux actuels apparurent au Quaternaire. Curieusement, ils s'éteignirent voilà 15 000 ans dans les Amériques et ne repeuplèrent ce continent qu'à l'époque historique, quand ils furent réintroduits par les conquistadors espagnols.



Évolution du cheval



Migrations des chevaux

Les chevaux apparurent sur le continent nord-américain il y a environ 54 millions d'années ; ils peuplèrent en migrations successives l'Eurasie et l'Amérique du Sud. Leur première migration vers l'Eurasie, à travers le passage terrestre qui existait alors au niveau du détroit de Bering, eut lieu il y a 26 millions d'années ; elle fut le fait de l'*Anchitherium*, équidé directement apparenté au *Merychippus*. Un second puis un troisième peuplement eurent lieu par ce pont naturel au Pliocène et au Pléistocène.



Les oiseaux

Tandis qu'au Mésozoïque les restes d'oiseaux fossiles sont très rares, les témoignages attestant la présence de ce groupe à partir du Cénozoïque sont nombreux : dès ce moment, en effet, les oiseaux connaissent une rapide évolution qui en fait l'un des groupes les plus performants parmi les vertébrés. Au Cénozoïque, les oiseaux sont attestés sous des formes très diverses et fort spécialisées ; cette situation était prévisible, du reste, étant donné le haut degré d'évolution déjà, atteint par leurs ancêtres au Crétacé supérieur. À l'Éocène, les pélicans, les hérons et les mouettes sont déjà présents : leur milieu écologique, au voisinage immédiat de l'eau, a favorisé la conservation de leur carcasse. Mais les oiseaux qui ne sont pas liés directement au milieu aquatique, comme les passériformes et les autres oiseaux arboricoles, ne sont que très rarement représentés ; il est toutefois possible que ce phénomène soit dû surtout au milieu dans lequel ils vivaient, qui se prêtait peu à la conservation de leurs dépouilles. Parmi les carnivores, les grands oiseaux coureurs inadaptés au vol connurent un grand développement au début du Cénozoïque.

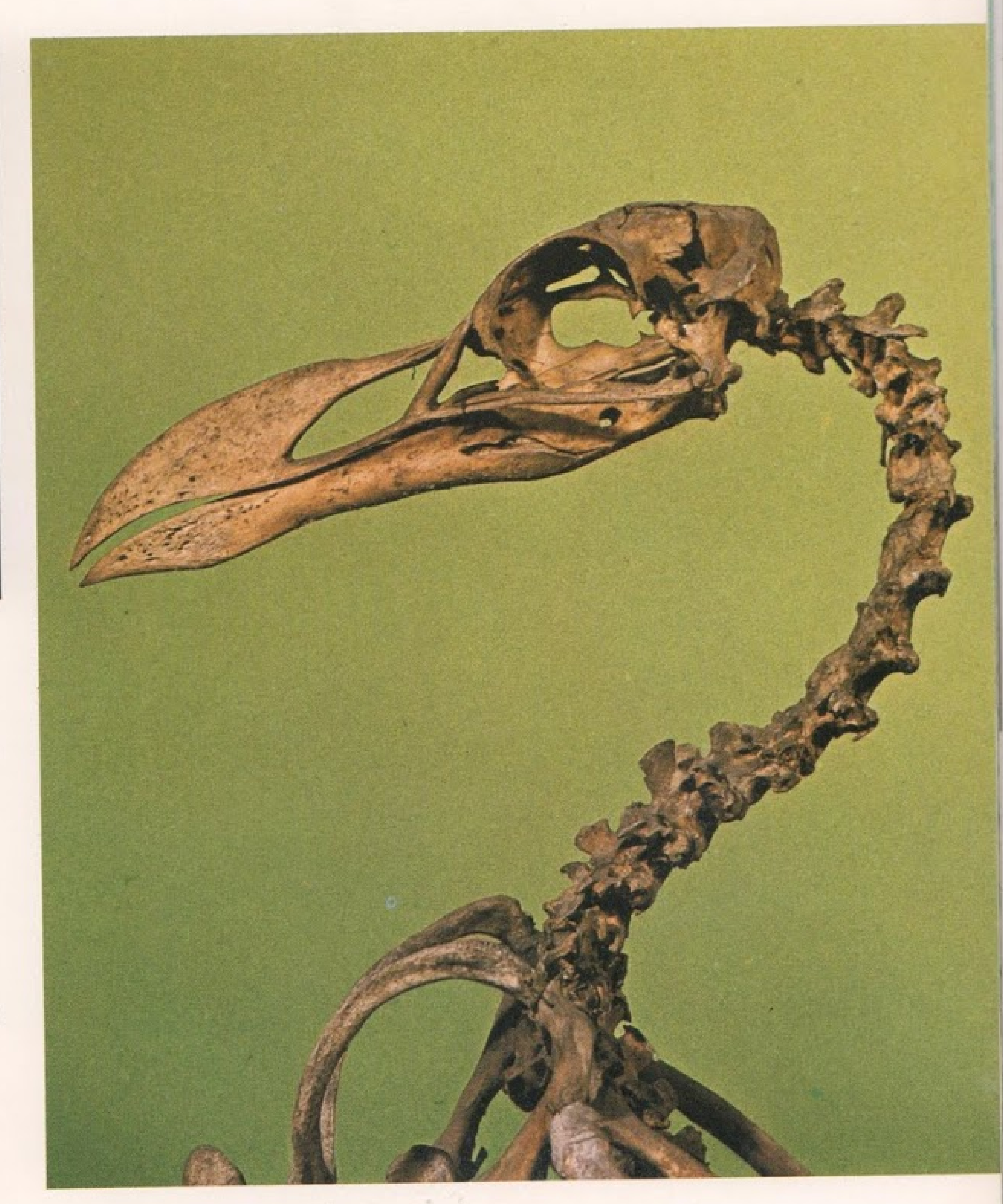


Les oiseaux coureurs
Les oiseaux de type actuel, dépourvus de dents, sont connus à partir du Cénozoïque. Parmi eux, les grands oiseaux coureurs inaptes au vol connurent une diffusion remarquable. L'*Aepyornis* (dessin à gauche) est un de leurs descendants ; il a vécu au Quaternaire à Madagascar. À cause de sa hauteur, de plus de 3 mètres, il est aussi appelé « oiseau éléphant ». Il pondait les œufs les plus grands jamais pondus par un animal ; un seul œuf d'*Aepyornis* est plus grand que 150 œufs de poule réunis !

Les moas
Sous le nom générique de moa (photographie ci-dessus), on a l'habitude de désigner les oiseaux coureurs qui vécurent depuis le Pliocène jusqu'à une époque récente (quelques siècles) en Nouvelle-Zélande. Ayant évolué dans un habitat dénué d'autres carnivores qui auraient pu leur faire concurrence, ces oiseaux survécurent jusqu'au XVIIe siècle ; ils furent alors chassés et exterminés par l'homme. Les moas étaient complètement inadaptés au vol, ne possédant pratiquement pas d'ailes, mais ils avaient des membres postérieurs remarquablement développés pour la course. Le plus grand des moas fut le *Dinorsis* (dessin ci-dessous). De nos jours, en Nouvelle-Zélande, un seul animal de ce type survit : le kiwi, ou *Apteryx*.







La classification des oiseaux
La classe des oiseaux est actuellement divisée en plusieurs sous-classes : les archæornis comportent le seul genre *Archæopteryx*, appartenant exclusivement au Jurassique supérieur d'Allemagne ; les hespérornithiformes et les ichthyornithiformes ont des becs pourvus de dents et leurs cinq genres sont typiques du Crétacé supérieur. Les oiseaux modernes, apparus au Cénozoïque, sont de leur côté regroupés en paléognathes, oiseaux dotés d'un palais de type primitif : dans ce groupe sont compris les grands oiseaux coureurs du passé et les autruches actuelles, qui, surtout au début du Cénozoïque, connurent un grand développement en occupant la niche écologique laissée libre par la disparition des dinosaures coureurs, en l'absence de concurrents efficaces. La majeure partie des formes actuelles est regroupée sous le vocable de néognathes, connus à partir de l'Éocène : ils comprennent les formes les mieux adaptées au vol, même si cette aptitude a été perdue, chez certaines formes, par adaptation. Sur la photographie ci-dessus, plume fossile des calcaires éocéniens de Monte Bolca, près de Vérone (Italie), et œuf fossile de *Pelecanus intermedius*.

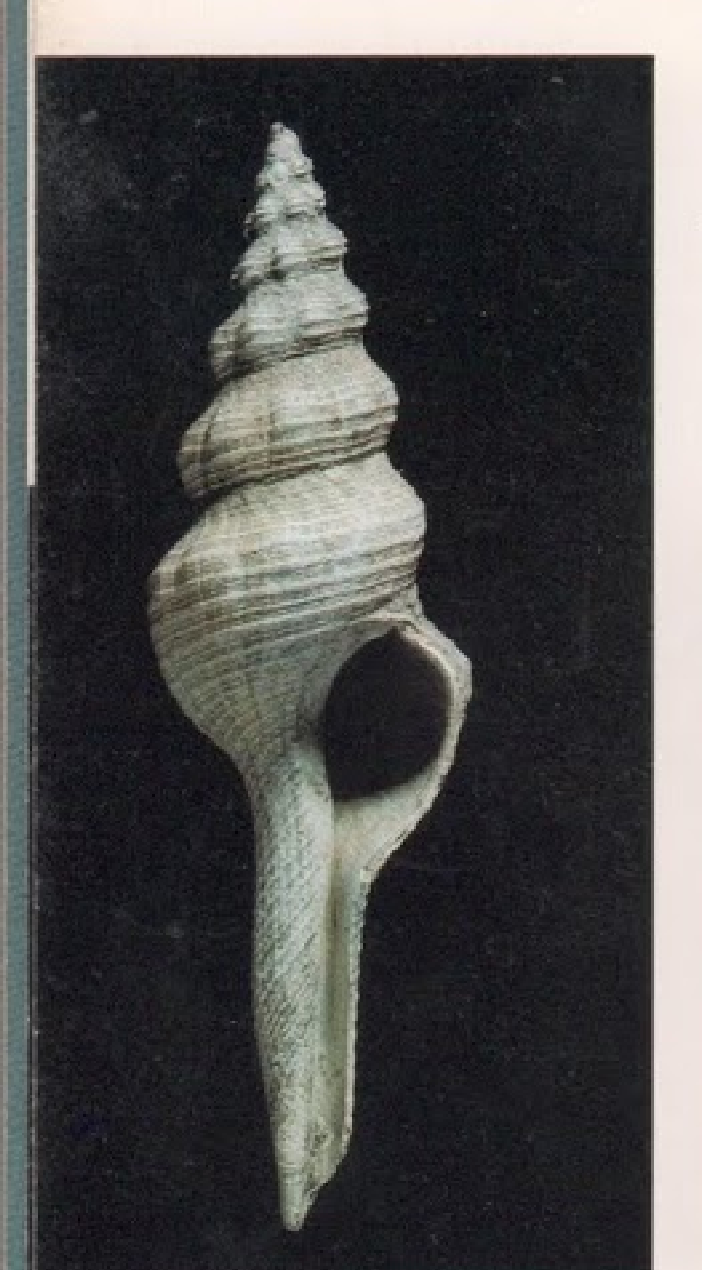
Le « grand pingouin »
Semblable d'aspect au pingouin que nous connaissons, le grand pingouin était un oiseau inapte au vol qui vivait en tribus de quelques centaines d'individus sur les côtes de l'Islande et près de Terre-Neuve ; mais, durant des glaciations du Quaternaire, il gagna le sud jusqu'à la Méditerranée, comme l'attestent les restes fossiles trouvés dans l'Italie méridionale. Le grand pingouin disparut à cause de la chasse sans merci que lui firent les hommes : le dernier couple vivant fut capturé en Islande en 1884, et mourut en captivité à Copenhague. Sur la photographie de droite, squelette d'un exemplaire.

Adaptation à la vie dans la prairie
Le *Phororhacos*, qui vécut durant le Miocène en Amérique du Sud, était un oiseau peu fait pour voler, comme le montrent ses membres antérieurs peu développés ; il possédait, en revanche, des membres postérieurs puissants pour courir sur les vastes prairies de l'époque. Haut de plus de 1,50 mètre, il était doté d'un crâne très développé et armé d'un bec puissant. *Phororhacos* est un bon exemple d'adaptation d'un oiseau à une vie essentiellement liée au sol, en l'absence de carnivores concurrents. Le *Diatryma* paraît avoir été fort semblable : c'était un oiseau haut de plus de 2 mètres qui vivait avant le *Phororhacos* en Amérique du Nord, durant l'Éocène. Sur le dessin ci-dessous, reconstitution de *Phororhacos*.

Phororhacos

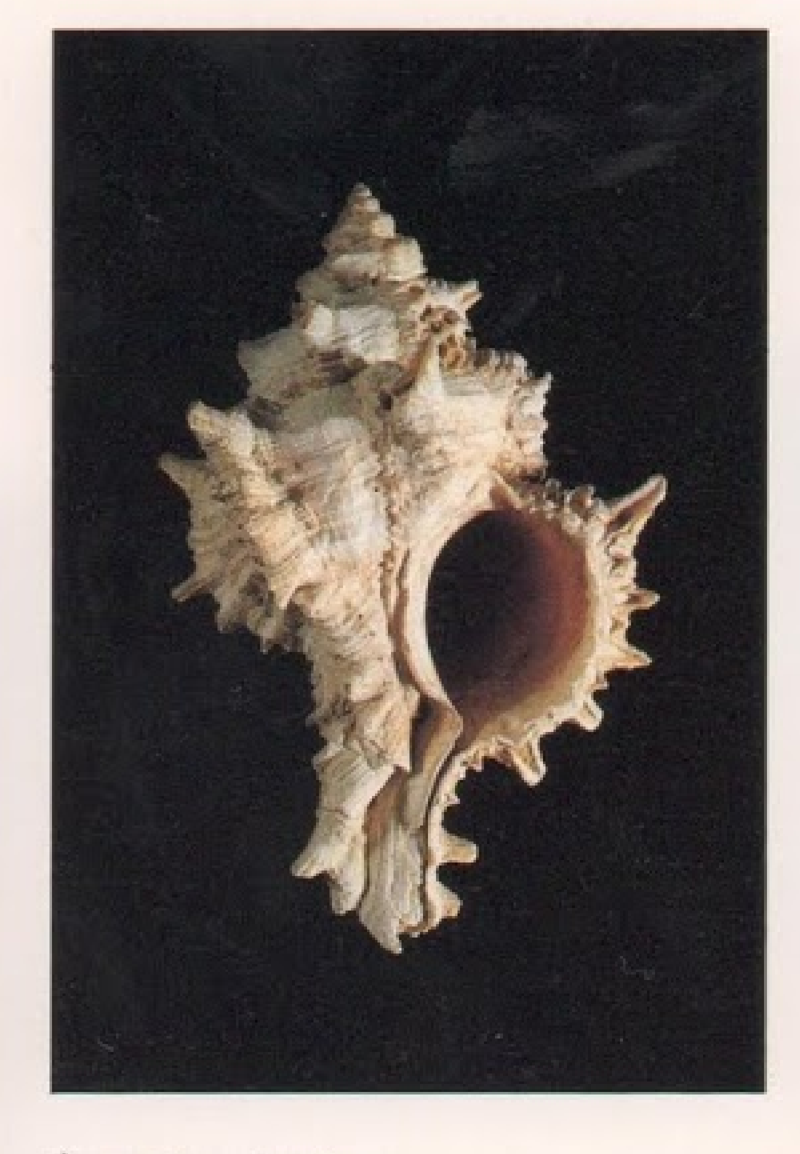
Les faunes marines du Cénozoïque

Les faunes marines de l'ère cénozoïque sont bien connues à travers la remarquable abondance des restes fossiles parvenus jusqu'à nous. Ils montrent comment, en général, ces faunes présentent des caractéristiques fort semblables à celles d'aujourd'hui.
Les invertébrés marins les plus répandus à l'ère cénozoïque furent sans doute les mollusques, parmi lesquels on enregistre les lamellibranches, ou bivalves, et les gastéropodes. Les groupes planctoniques eurent également des développements remarquables : à l'Éocène, par exemple, apparaissent les nummulites, foraminifères à la coquille aussi grande qu'une pièce de monnaie et bien plus développée que la coquille des organismes analogues qui les ont précédés et qui les suivront. Le groupe des arthropodes vit l'épanouissement des crustacés décapodes, parmi lesquels les homards et les crabes. Dans la faune marine des vertébrés, les poissons téléostéens se répandirent largement. C'est, encore aujourd'hui, le groupe qui se distingue le plus. Les mammifères suivirent les traces des reptiles du Mésozoïque et se lancèrent à la conquête des mers, occupant les niches écologiques libérées par les reptiles marins : les cétacés, les pinnipèdes et les siréniens connurent une rapide évolution, cependant que les reptiles marins comme les chéloniens ne subissaient plus que des variations évolutives mineures. Cet épanouissement de la vie dans les mers au Cénozoïque est due également au climat : pendant toute la durée de l'ère, il fut, dans l'ensemble, très stable, avec des températures moyennes plutôt élevées.



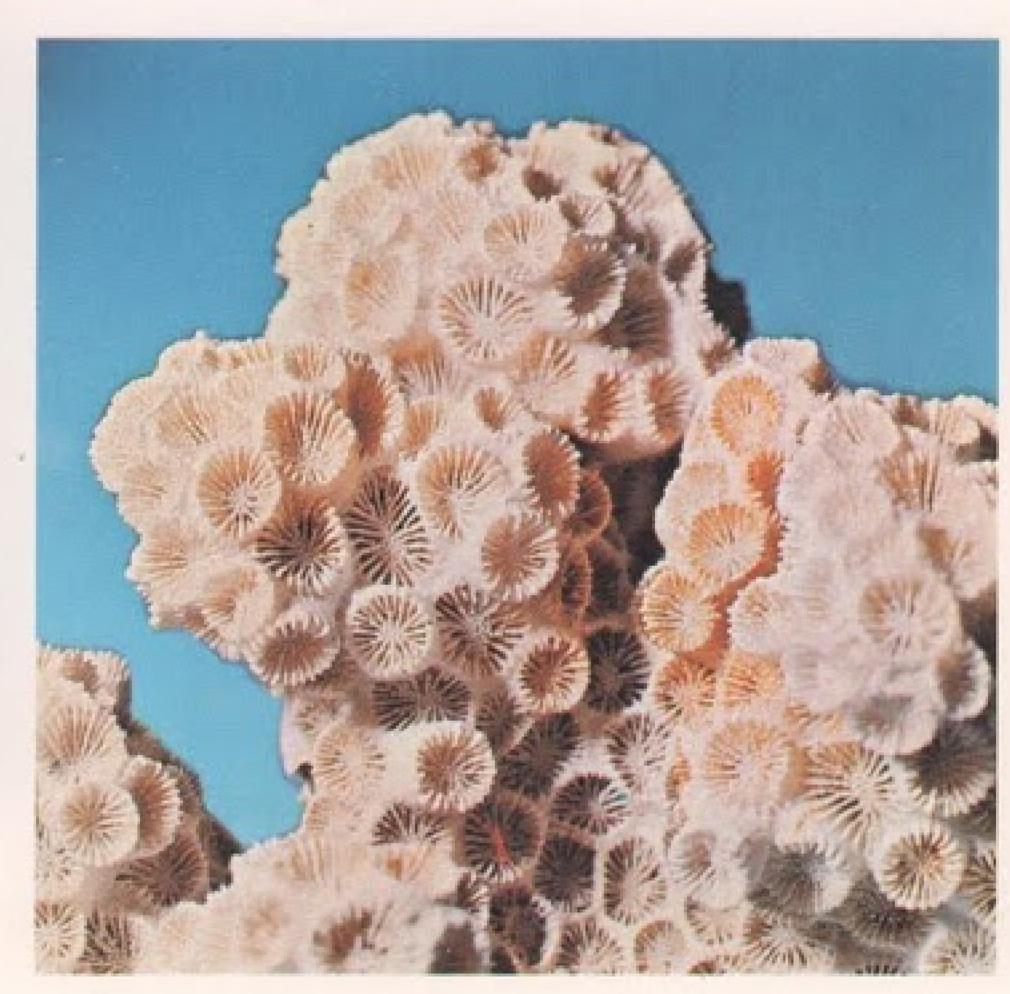
Les mollusques gastéropodes
On remarquera sur ces photographies la fine ornementation des coquilles de ces gastéropodes : cela est dû à un facteur climatique très favorable, une température de l'eau presque constante, une bonne salinité et un éclairage satisfaisant; on pourrait comparer ces conditions à celles qui règnent actuellement dans les atolls coralliens.





À gauche : *Fusinus*
Ci-contre : *Narona*
Au-dessus : *Murex*

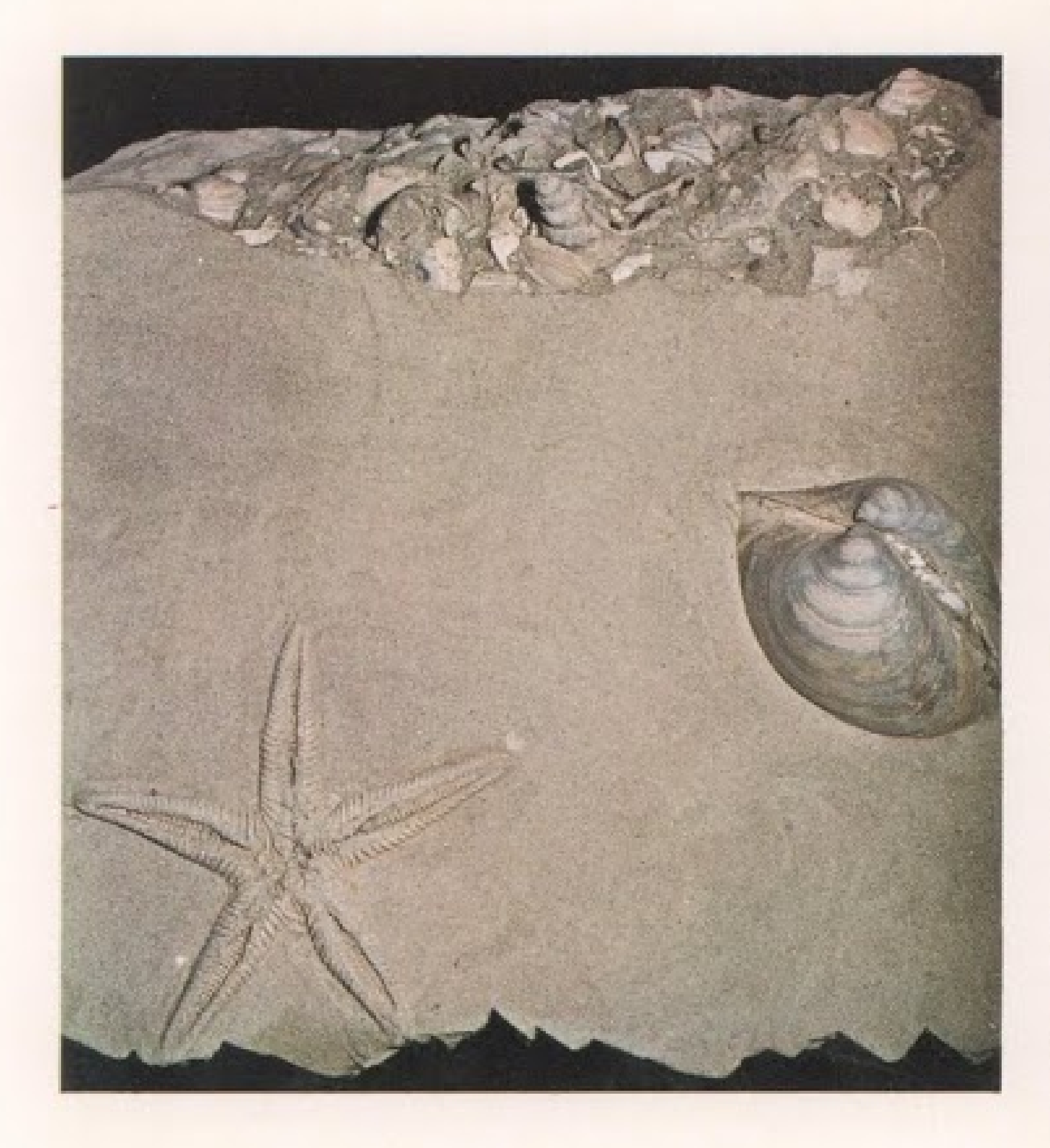
Les coraux
Une colonie de coraux du Miocène de la Virginie (USA), appartenant au genre *Astrangia*. Durant tout le Cénozoïque, tous les cœlentérés furent caractérisés par une grande diffusion et par un grand nombre d'espèces.



Les fossiles du Pliocène

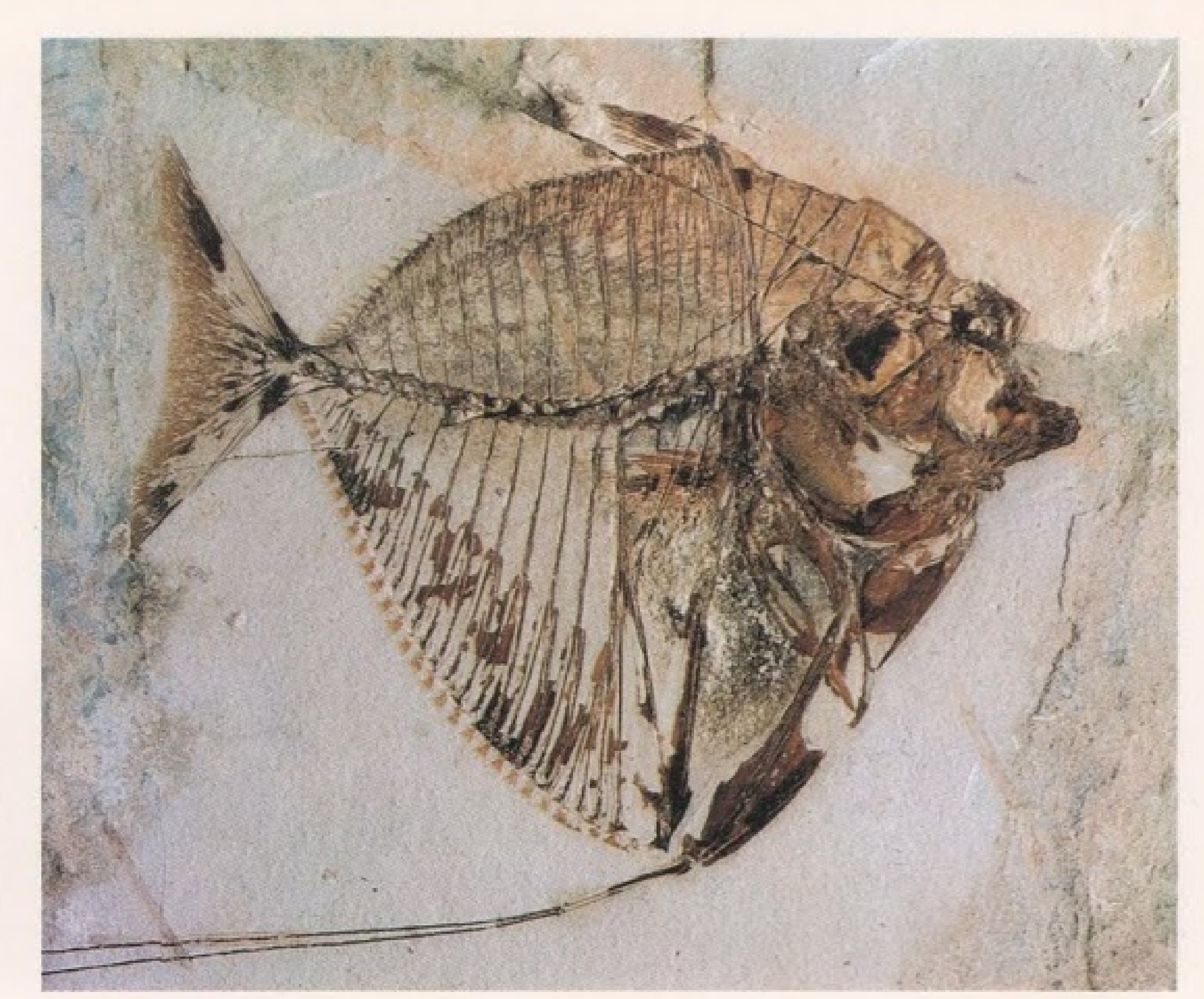
Dans un bloc d'argile déposé sur un fond marin durant le Pliocène (photographie ci-dessous) sont restés fossilisés certains des organismes qui y vivaient : on remarque en particulier une étoile de mer et un lamellibranche. L'aggravation des conditions climatiques qui se produisit durant le Pliocène semble être la cause de l'appauvrissement de la faune marine contemporaine, si on la compare aux faunes des précédentes périodes du Cénozoïque : pour l'Europe en particulier, on passe d'un climat subtropical au Miocène à un climat tempéré.





Les poissons de l'Éocène

Les gisements éocéniens européens sont très riches en poissons d'eau douce comme en poissons de mer. Dans les environs de Paris, on retrouve des fossiles de poissons tropicaux d'eau douce comme le *Smerdis* (photographie ci-dessus) ; en Italie, dans le glissement de Monte Bolca (photographies ci-contre et ci-dessous), on remarque, au contraire, des poissons du genre *Mene* et *Sparnodus,* typiques d'un milieu marin tropical.



Une anguille du Cénozoïque

Exemplaire de *Paranguilla tigrina* (ci-dessous), ancêtre des anguilles actuelles, du gisement de Monte Bolca. Les poissons qu'on y a retrouvés sont particulièrement complets, leurs structures les plus petites se sont conservées, et, la plupart du temps, on peut deviner, sous la forme d'une ombre légère, la vraie dimension et la forme du corps de l'animal.



Un affleurement du Pliocène

La photographie ci-dessous montre le front de taille d'une carrière où ont été mises à nu des roches d'âge pliocène. On peut facilement distinguer deux types de sédiments : en bas, les « argiles bleues », déposées durant une phase d'avancée des mers sur les terres ; au-dessus, affleurement des « sables jaunes », déposés par la mer dans une phase de retrait des eaux.





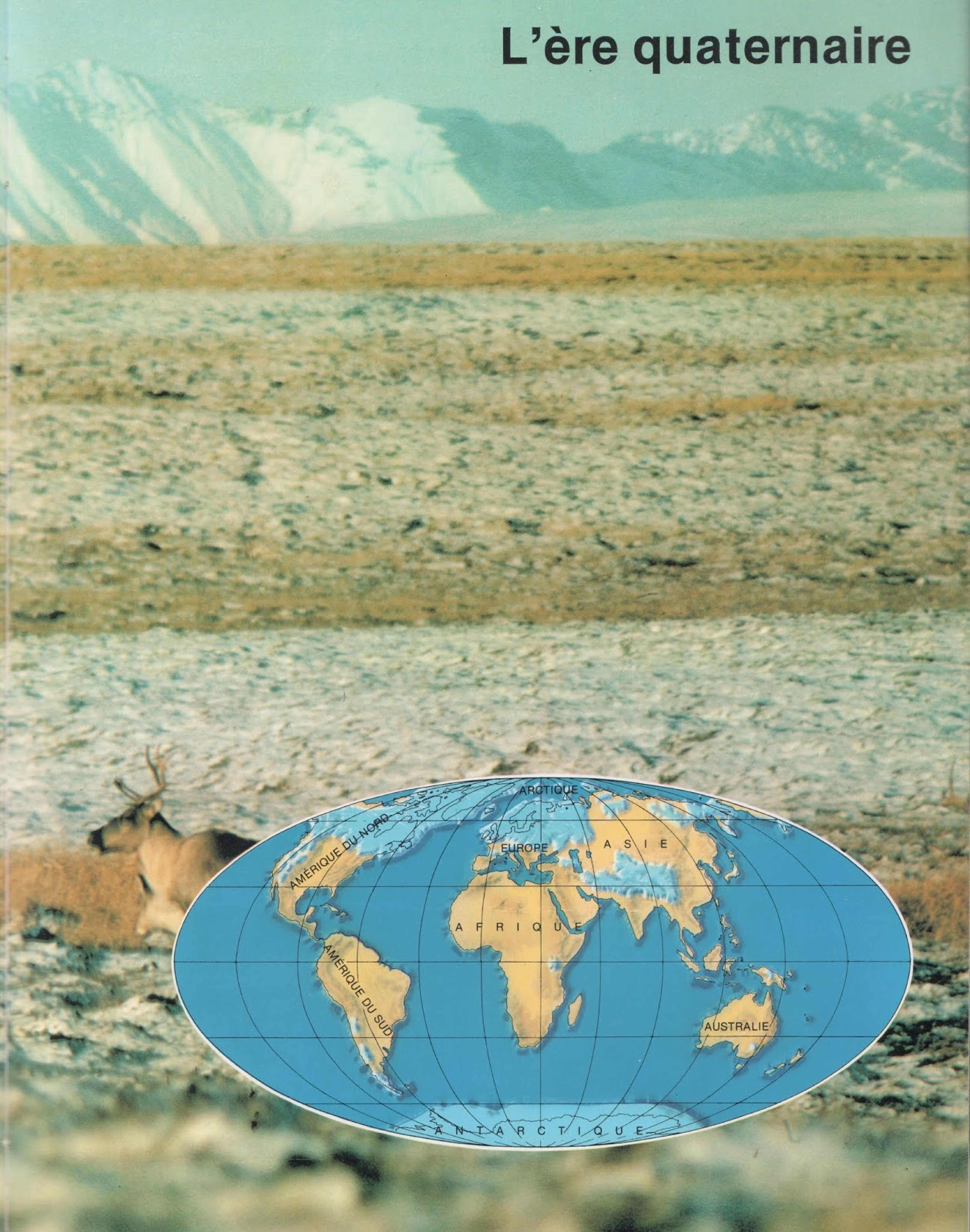
L'ère quaternaire, ou ère néozoïque, ce qui signifie en grec ancien l'ère de la « nouvelle vie », a commencé il y a peu de temps : deux millions d'années seulement. C'est l'ère dans laquelle nous vivons actuellement. L'ère quaternaire est caractérisée par la diffusion quasi universelle de l'homme sur la Terre et par une alternance de glaciations et de périodes interglaciaires plus douces. Durant les périodes glaciaires, une bonne part des espaces continentaux de l'Amérique du Nord et de l'Europe fut recouverte par des glaciers ; ces territoires furent alors peuplés par une faune et une flore de pays froid : rhinocéros laineux, rennes, ours des cavernes et mammouths ; pendant ce temps, les mers (la Méditerranée par exemple) abritaient des organismes provenant des mers du nord et migrant à travers le détroit de Gibraltar.

Pendant les périodes interglaciaires s'établissait un climat chaud et la faune des pays froids était remplacée par une faune de pays chaud : hippopotames et éléphants ; dans les mers, les faunes provenant des côtes africaines peuplaient la Méditerranée.

Il y eut, au Quaternaire, cinq grandes glaciations, dénommées : Biber, Donau, Günz, Mindel, Riss et Würm (du nom d'affluents du Danube).



L'ère quaternaire







La faune du Quaternaire

Durant l'ère quaternaire, l'aspect géographique de notre planète était tout à fait semblable à celui qu'elle connaît de nos jours, mais la situation climatique était sensiblement différente, avec une alternance de périodes chaudes et de périodes froides. Ces variations climatiques eurent comme conséquences de grands phénomènes de migrations : pendant les périodes interglaciaires de réchauffement, en effet, les faunes caractéristiques des zones chaudes s'avançaient vers le nord ; tandis que, durant les périodes de glaciation, les faunes des zones froides se déplaçaient vers le sud. Cela explique comment les hippopotames, les éléphants et les rhinocéros furent remplacés, au gré des variations climatiques, par les mammouths, les rhinocéros laineux et les ours. Les fossiles de rencontre retrouvés dans les sédiments d'origine fluviale ou lacustre du Quaternaire européen attestent cette alternance des situations climatiques. À Londres, par exemple, on a retrouvé des restes d'éléphants, d'hippopotames, de cervidés et de félins qui peuplaient, aux périodes interglaciaires, les rives luxuriantes de la Tamise...

Les lacs d'asphalte de l'Amérique du Nord
Ce splendide crâne appartient à un tigre à dents de sabre, le *Smilodon*, carnivore du Quaternaire dont les restes ont été mis au jour à Rancho La Brea, près de Los Angeles, aux États-Unis. Dans cette zone, l'écoulement des hydrocarbures provenant du sous-sol formait de véritables lacs d'asphalte sur lesquels s'accumulait l'eau de pluie. Les animaux de la plaine qui se rassemblaient autour de cette étendue pour s'abreuver restaient pris au piège, enlisés dans le sol mou et visqueux ; ils étaient alors attaqués par d'autres carnivores et par des oiseaux de proie qui s'enlisaient à leur tour dans l'asphalte. Parmi les nombreux restes fossiles de Rancho La Brea, on a également retrouvé un squelette de *Glossotherium* (photographie ci-dessous), bradypodidé herbivore et arboricole venu par migration de l'Amérique du Sud.



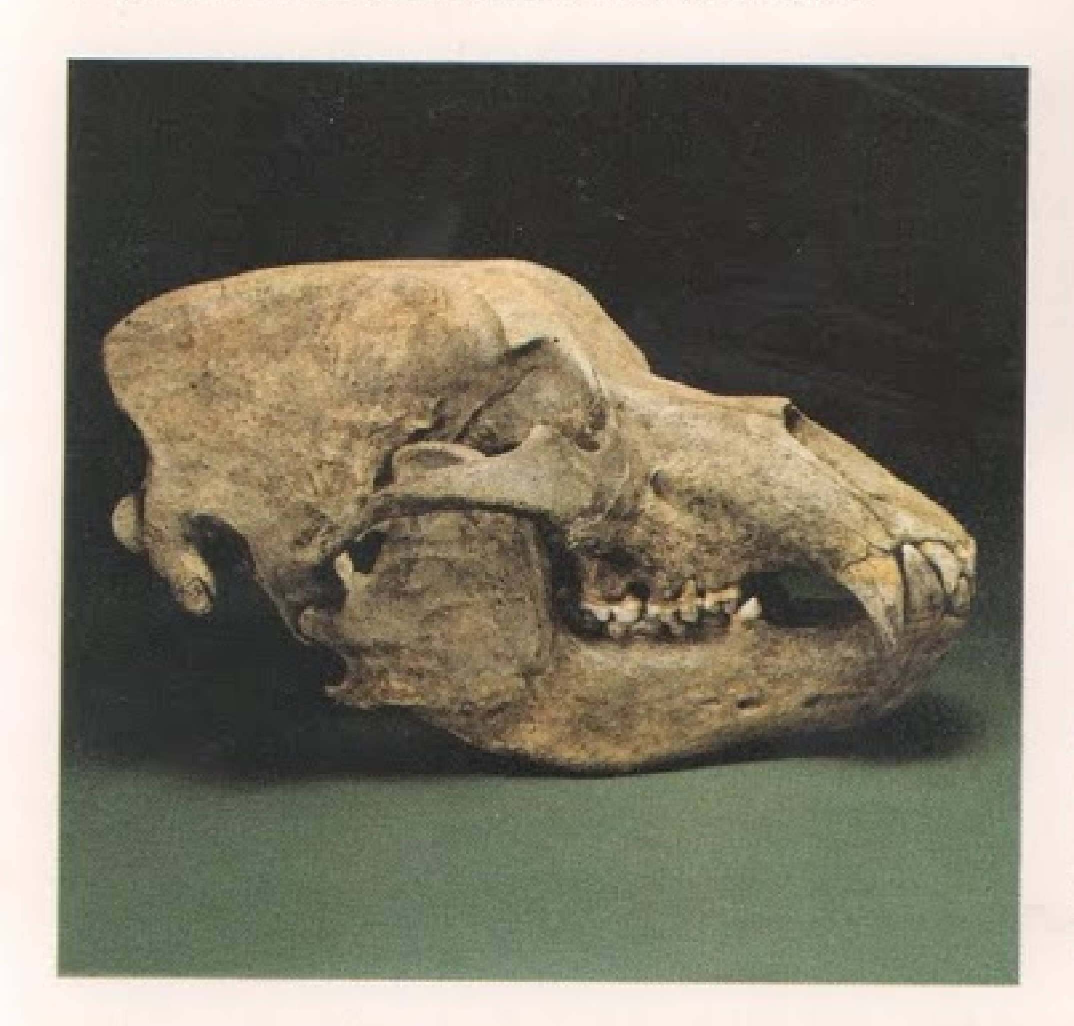
Dans les glaces de la Sibérie
On a retrouvé, parfaitement conservées dans les glaces de la Sibérie, les carcasses des mammouths qui peuplaient les plaines sibériennes durant le Quaternaire. Les corps de ces animaux s'étaient si bien conservés durant des millénaires que, lorsqu'ils affleuraient la surface du sol, les loups n'hésitaient pas à s'en nourrir. Sur la photographie ci-dessous, restes de mammouth sibérien au musée de Iakoutsk.

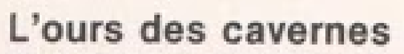




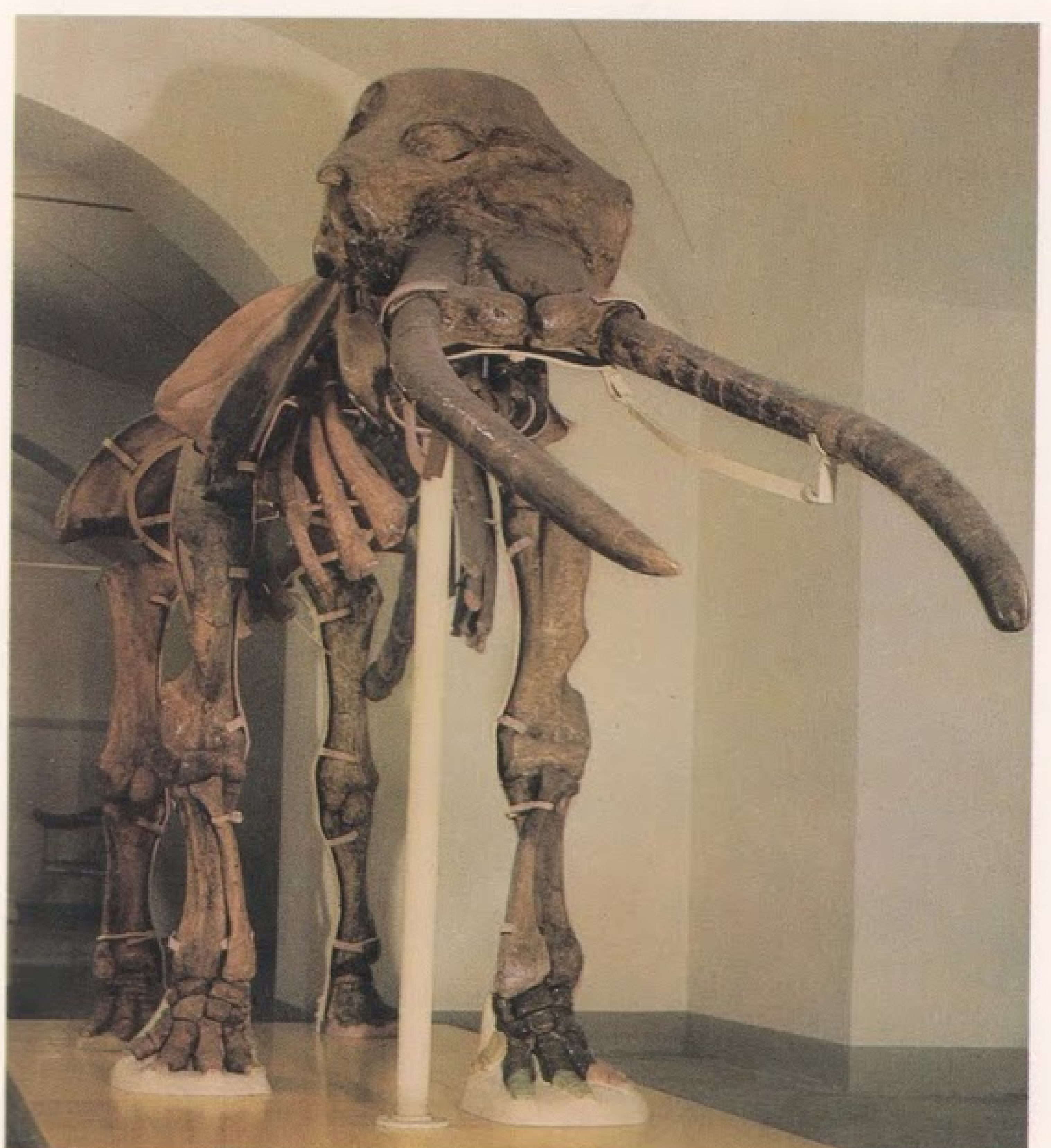
Mammouth
Ci-dessus, un magnifique crâne de mammouth, éléphant laineux qui habitait les plaines durant les phases de glaciation du Quaternaire. Plus petit qu'un éléphant africain, il possédait un corps couvert de poils hirsutes et d'énormes défenses, fort utiles pour arracher de la neige épaisse les plantes dont il se nourrissait.





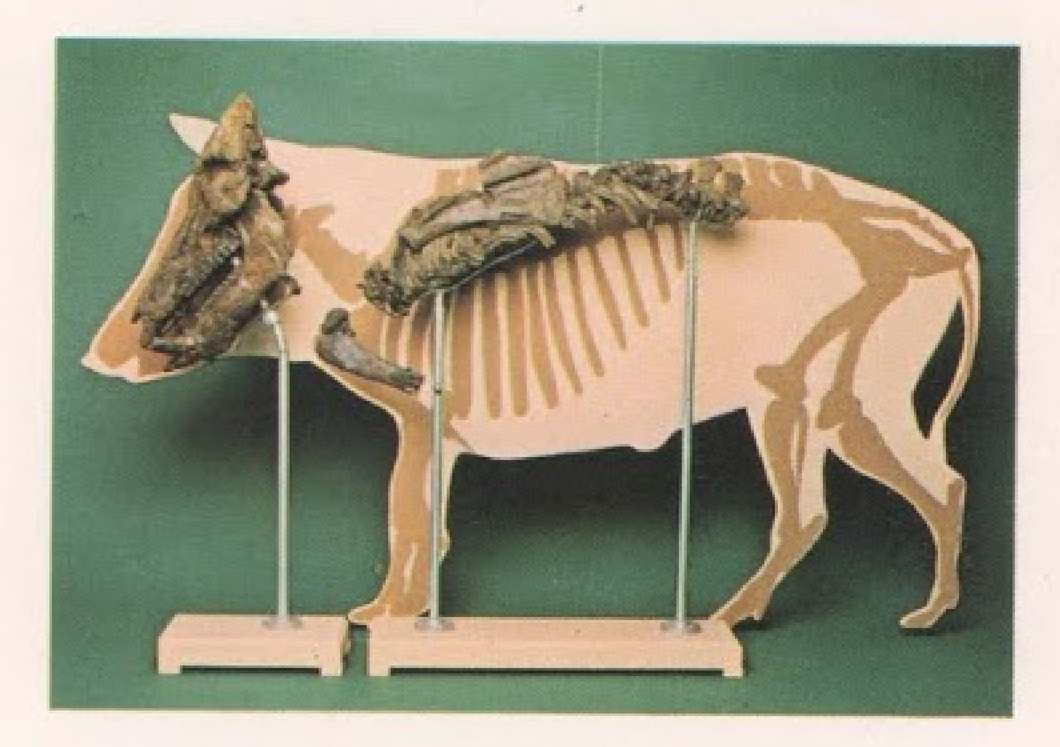


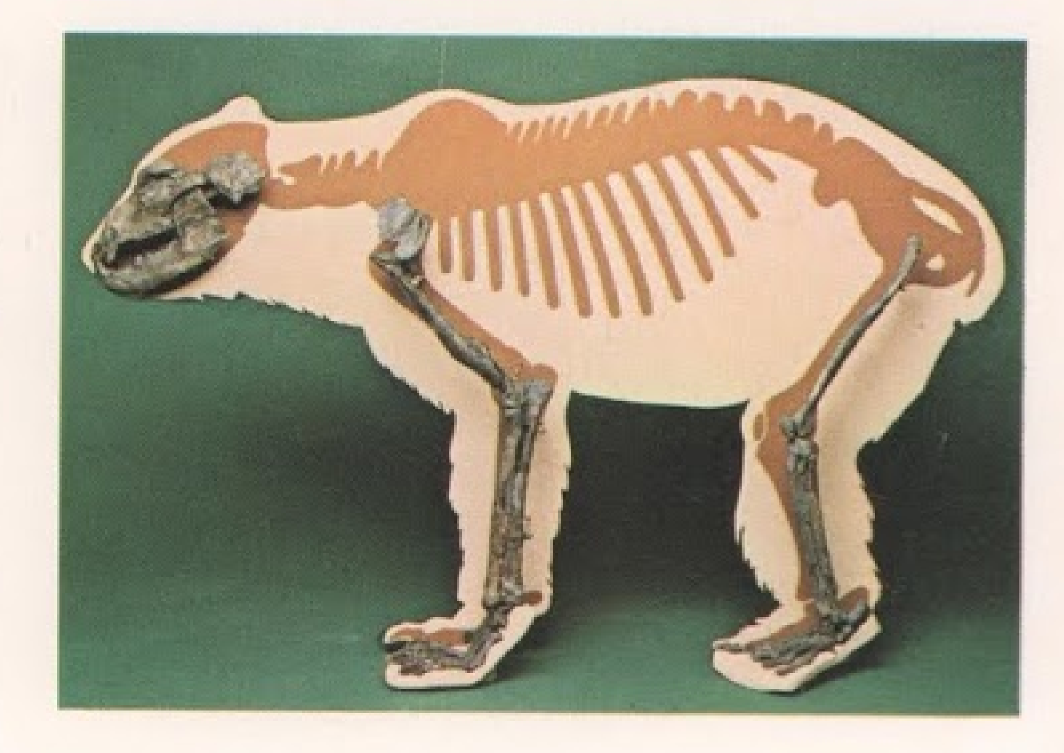
L'ours des cavernes
Ci-contre, à gauche, le crâne puissant de l'*Ursus spelaeus,* habitant des piémonts de toutes les montagnes européennes. On pense qu'il fut l'ennemi direct de l'homme primitif, qui le combattait pour s'emparer des grottes-abris.



Faune continentale du Plio-Quaternaire
Les trouvailles effectuées dans la zone du Valdarno, en Toscane, ont fourni des éléments déterminants pour la connaissance de la faune continentale de la période comprise entre le Pliocène supérieur et le Quaternaire inférieur. Dans cette zone se trouvait un lac de dimensions modestes, sur le fond duquel se sont déposées les carcasses d'innombrables vertébrés. Parmi ceux qui sont figurés sur cette page, l'*Anancus arvernensis,* gigantesque proboscidien (ci-contre, à gauche), et l'*Ursus minimus* (photographie en bas, à droite) appartiennent au Pliocène supérieur. Le *Sus strozzi* (photographie ci-contre, au centre), le *Canis arnensis* (ci-dessus, à droite) et le *Leptobos etruscus* (grande photographie ci-dessus), bovidé pourvu de cornes de 70 centimètres d'envergure, ont été retrouvés dans les sédiments déposés durant le Quaternaire. Le Valdarno avait probablement un aspect très différent de l'actuel : un fleuve se jetait dans le lac, dont les rives étaient couvertes d'une végétation luxuriante ; y vivaient également des chevaux, des hyènes, des cerfs, des hippopotames et des rhinocéros.









L'ère des glaciations

L'ère quaternaire commence avec la période appelée Pléistocène, caractérisée par une alternance de phases au cours desquelles le climat de notre planète allait tantôt se réchauffant, tantôt se refroidissant. Ces oscillations climatiques eurent une grande influence sur la morphologie des terres émergées aussi bien que sur la répartition et l'évolution des organismes vivants, en particulier les faunes continentales. Jusqu'à la fin de l'ère mésozoïque, le climat de la Terre était allé généralement en se rafraîchissant ; au Quaternaire, la conjonction de plusieurs facteurs détermina une succession de périodes froides, ou glaciations : l'un de ces facteurs fut l'émergence, vers la fin de l'ère cénozoïque, de l'isthme de Panama. Réunissant l'Amérique du Sud à l'Amérique du Nord, il bloqua l'échange des eaux équatoriales entre l'océan Pacifique et l'océan Atlantique. Mais la cause principale des oscillations climatiques fut identifiée en 1938 par l'astronome Milankovitch : c'est la variation dans l'apport d'énergie solaire sur la surface de la Terre. Cette variation fut provoquée essentiellement par les changements de certains paramètres astronomiques comme l'orbite de l'écliptique, l'axe de l'écliptique et la précession des équinoxes, qui varient selon des cycles périodiques respectifs de 93 000, 41 000 et 21 000 années. Les variations de distance et d'inclinaison de la Terre par rapport au Soleil déterminèrent ainsi des fluctuations dans l'apport de l'énergie solaire sur notre planète, ce qui entraîna des réchauffements ou des refroidissements pour l'ensemble du climat.

POSTGLACIAIRE
WÜRM
INTERGLACIAIRE RISS-WÜRM
RISS
INTERGLACIAIRE MINDEL-RISS
MINDEL
INTERGLACIAIRE GÜNZ-MINDEL
GÜNZ
PRÉGLACIAIRE
Durée de la période : à peu près 1 million d'années
CHAUD
FROID

Les glaciations
Au cours du dernier million d'années se sont succédé en Europe quatre périodes glaciaires principales, dénommées, de la plus ancienne à la plus récente : de Günz, de Mindel, de Riss et de Würm (d'après les noms de villages et de fleuves de l'Allemagne du Sud). Entre deux glaciations successives s'étendaient des périodes plus chaudes appelées périodes interglaciaires, ou interglaciations, indiquées par les noms des deux glaciations entre lesquelles elles se situent : successivement, interglaciation Günz-Mindel, interglaciation Mindel-Riss, interglaciation Riss-Würm. C'est à la fin de la glaciation de Würm que se termine le Pléistocène et que commence l'Holocène postglaciaire, période dans laquelle nous vivons actuellement. Ces quatre périodes glaciaires sont également attestées en Amérique du Nord et en Nouvelle-Zélande, ce qui montre que les variations climatiques du Pléistocène ont affecté la totalité du globe terrestre. Le schéma ci-contre, à gauche, illustre les variations de température qui se sont produites au cours du dernier million d'années : en bleu sont figurées les périodes glaciaires ; en rouge, les périodes interglaciaires.



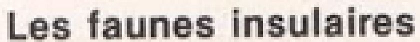
Les calottes glaciaires
À l'heure actuelle, les grandes calottes glaciaires correspondent uniquement aux régions polaires, tandis que les glaciers permanents, sur les plus hautes chaînes montagneuses, sont de dimensions réduites. Durant les périodes glaciaires, les glaciers étaient beaucoup plus étendus qu'ils ne le sont aujourd'hui. La carte ci-dessus montre l'énorme masse de glaces qui recouvrait une grande partie des régions septentrionales de l'Amérique du Nord, de l'Asie et de l'Europe.

Les glaciations en Europe
La carte ci-dessous montre de façon plus détaillée la situation de l'Europe durant les phases de glaciation. Cependant que les régions septentrionales étaient couvertes de glaces, les glaciers de l'Europe centro-méridionale ne couvraient que les chaînes montagneuses des Alpes et des Pyrénées, descendant toutefois dans les vallées jusqu'au contact des plaines. Les régions de l'Europe centrale libres de glaces étaient le domaine d'une végétation du type toundra, avec un sous-sol gelé en permanence (« pergélisol », « permafrost », « permagel », « merzlota » ou « tjale »).

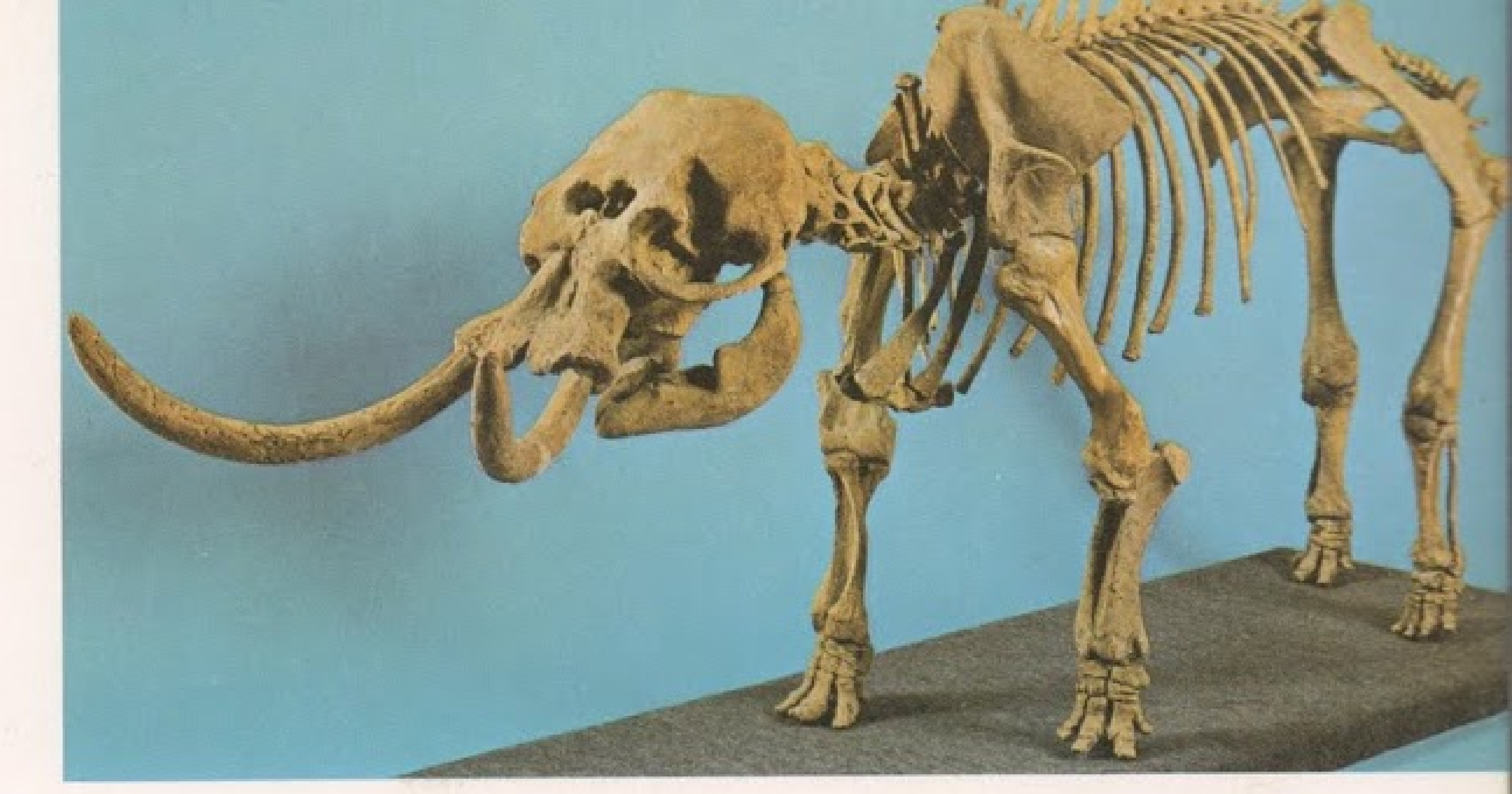


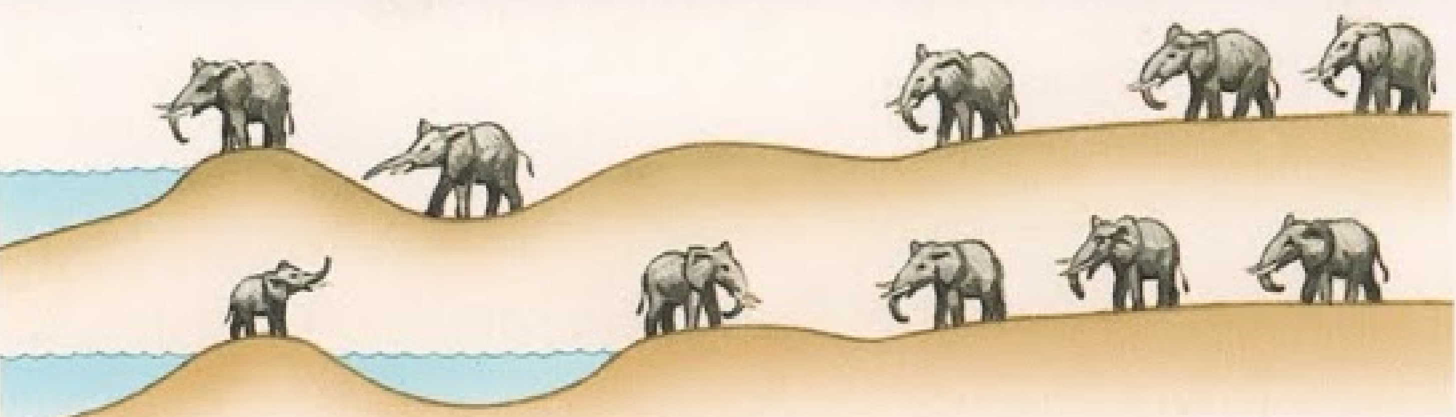


Migrations des faunes terrestres
Pendant les périodes glaciaires, les eaux évaporées des mers, une fois précipitées, contribuaient à agrandir les calottes glaciaires. On estime, en conséquence, que le niveau des mers subit à plusieurs reprises des baisses considérables, jusqu'à 90 mètres environ au-dessous du niveau actuel. Par suite de ce fait, les hauts-fonds qui n'étaient plus recouverts par la mer tendirent à former une sorte de pont naturel entre les terres auparavant séparées par la mer; cela permit les migrations des faunes terrestres. Ce phénomène se produisit en particulier entre l'Amérique du Nord et l'Asie, entre l'Afrique et l'Europe et entre les îles du Sud-Est asiatique.



Les faunes insulaires
Avec la variation du niveau des mers et l'émersion de terres nouvelles, une partie des animaux chassés par l'avancée des calottes polaires put trouver de nouveaux espaces, soit en occupant les terres émergées, soit en les utilisant comme « ponts » pour gagner des aires impossibles à atteindre autrement. Cette situation eut des conséquences importantes pour les mammifères des îles, qui révèlent d'intéressants phénomènes évolutifs. Quand le niveau des eaux remonta aux périodes interglaciaires, les animaux qui avaient franchi les « ponts » naturels pour gagner les îles se trouvèrent isolés des faunes demeurées sur le continent et évoluèrent de façon différente. Dans les îles de la Méditerranée, en particulier, on trouve des formes naines de mammifères herbivores qui, sur le continent, atteignaient de grandes dimensions : c'est le cas très célèbre des petits éléphants de Sicile (photographie en haut, à droite) et de Malte; on retrouve également des éléphants nains dans l'archipel indonésien. Au contraire, des mammifères de petites dimensions sur le continent développèrent des formes géantes, comme les grands rongeurs qui vécurent au Pléistocène dans les îles de la Méditerranée.



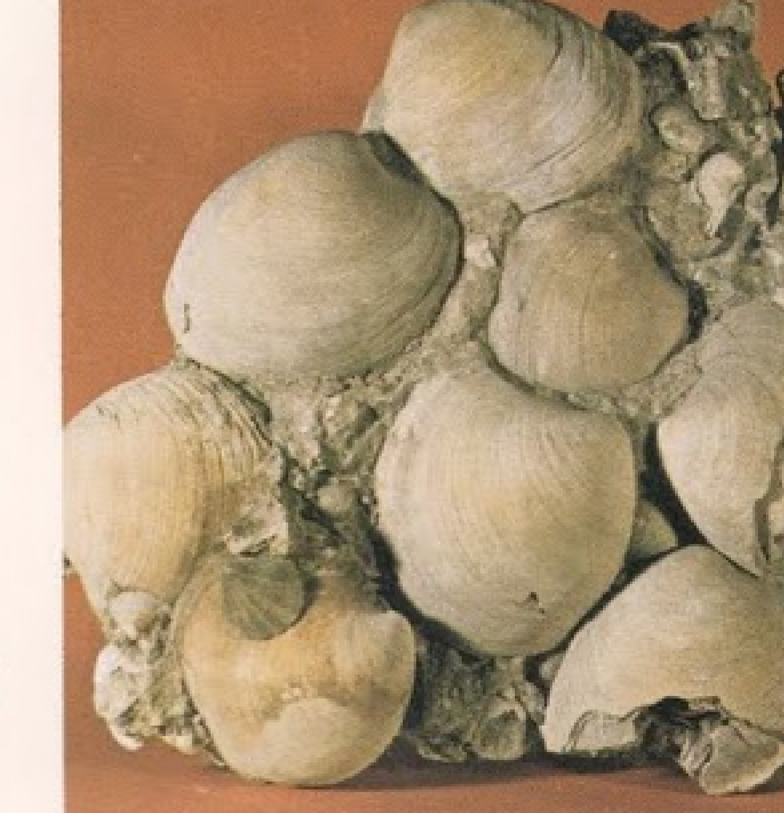




Migrations marines
Le croquis de gauche schématise le parcours accompli par les faunes marines typiques des zones froides pour entrer en Méditerranée (flèche bleue) durant les périodes glaciaires et les migrations en sens inverse des faunes marines tropicales durant les phases interglaciaires (flèche rouge), pendant lesquelles les eaux de la Méditerranée devinrent plus chaudes qu'elles ne le sont aujourd'hui.



Hôtes « chauds » et « froids » de la Méditerranée
Les dépôts sédimentaires marins du Pléistocène qui se situent dans l'aire méditerranéenne sont très intéressants pour la faune qu'ils renferment. Le Pléistocène est en effet caractérisé, dans les mers, par la présence de mollusques communément appelés « hôtes chauds » et « hôtes froids ».
Durant les phases interglaciaires, la température s'élevait, et les animaux qui vivaient communément sur les côtes de l'Afrique, comme le *Strombus* (ci-contre, à gauche), traversaient le détroit de Gibraltar et envahissaient la Méditerranée, qui offrait des conditions ambiantes favorables. Pendant les périodes glaciaires, au contraire, la Méditerranée hébergea des animaux aujourd'hui typiques des côtes des pays nordiques, comme l'*Arctica islandica* (ci-contre, à droite) : toujours à travers le détroit de Gibraltar, ils tendaient à occuper les territoires marins abandonnés par les faunes chaudes qui ne réussissaient pas à survivre dans des conditions climatiques rigoureuses.



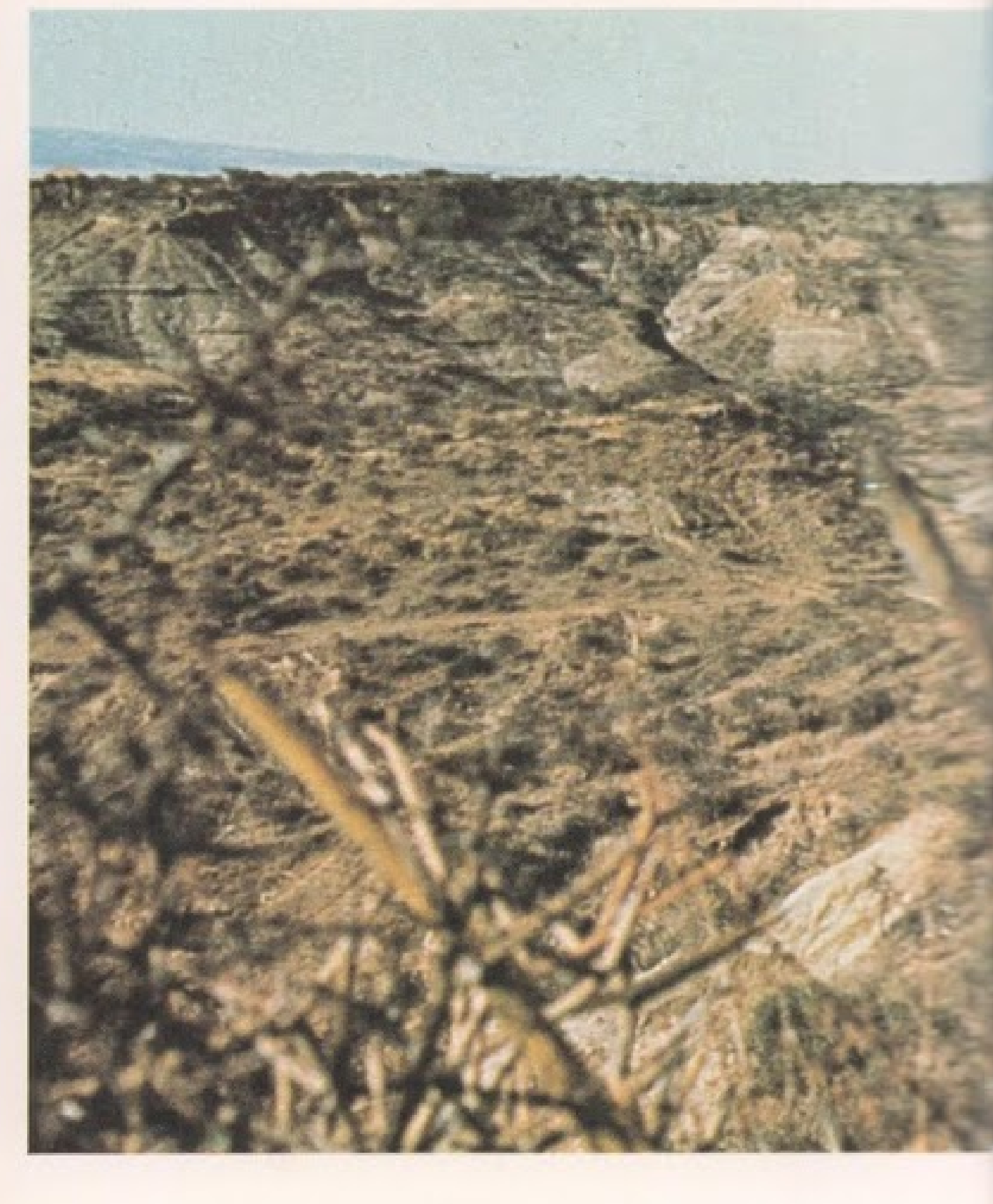




Le paysage terrestre
L'alternance de périodes chaudes et froides eut d'importantes conséquences sur la morphologie et sur les paysages des terres émergées : les glaciers qui descendaient des montagnes exerçaient en effet une puissante action érosive sur les vallées qu'ils parcouraient, les creusant selon un profil caractéristique en « U » (photographie de droite). En outre, ils poussaient vers l'aval d'imposantes masses de débris qui constituèrent peu à peu des collines morainiques caractéristiques; pendant ce temps, les vents qui balayaient les landes désolées dénuées de végétation créaient des accumulations de sable très fin, ou « lœss », parfois énormes comme en Chine. Au cours des périodes interglaciaires, au contraire, de nombreuses régions aujourd'hui tempérées devaient offrir un paysage sans doute très semblable, par la faune et la végétation, à celui que nous trouvons aujourd'hui dans les régions tropicales (photo de gauche).





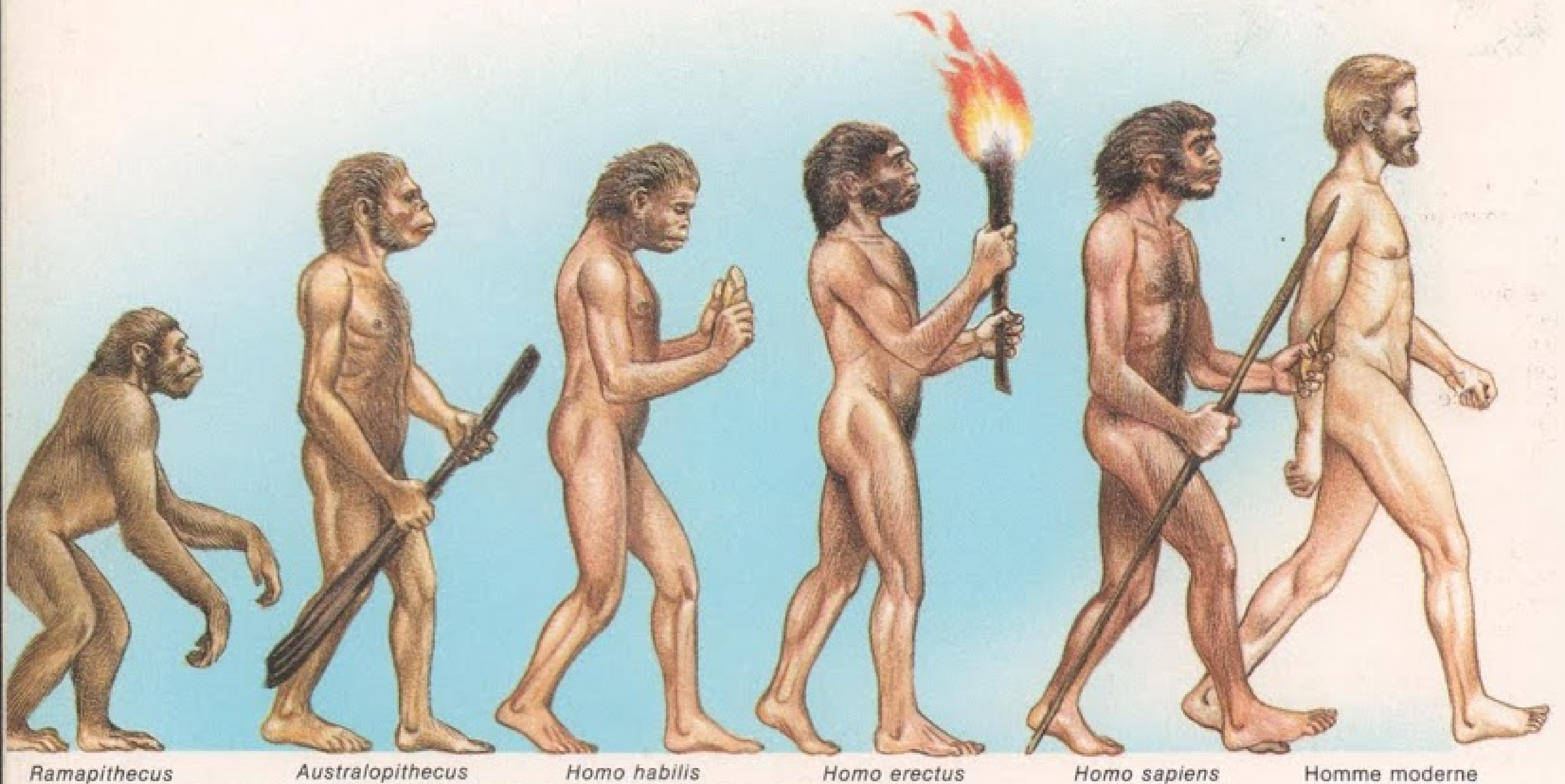


Les plus anciens hominiens
C'est en Afrique que se trouvent les restes des plus anciens hominiens. En particulier, la gorge d'Olduvaï (photographie ci-dessus), en Tanzanie, est devenue très célèbre à la suite des découvertes effectuées par la famille Leakey. D'autres sites connus pour leurs découvertes sont localisés au Kenya et en Éthiopie, où ont été récemment trouvés, dans la vallée de l'Awash, les restes du plus ancien *Australopithecus* connu à ce jour; ces restes remontent à environ 4 millions d'années. Sur la photographie à gauche, crâne d'*Australopithecus* d'Olduvaï.

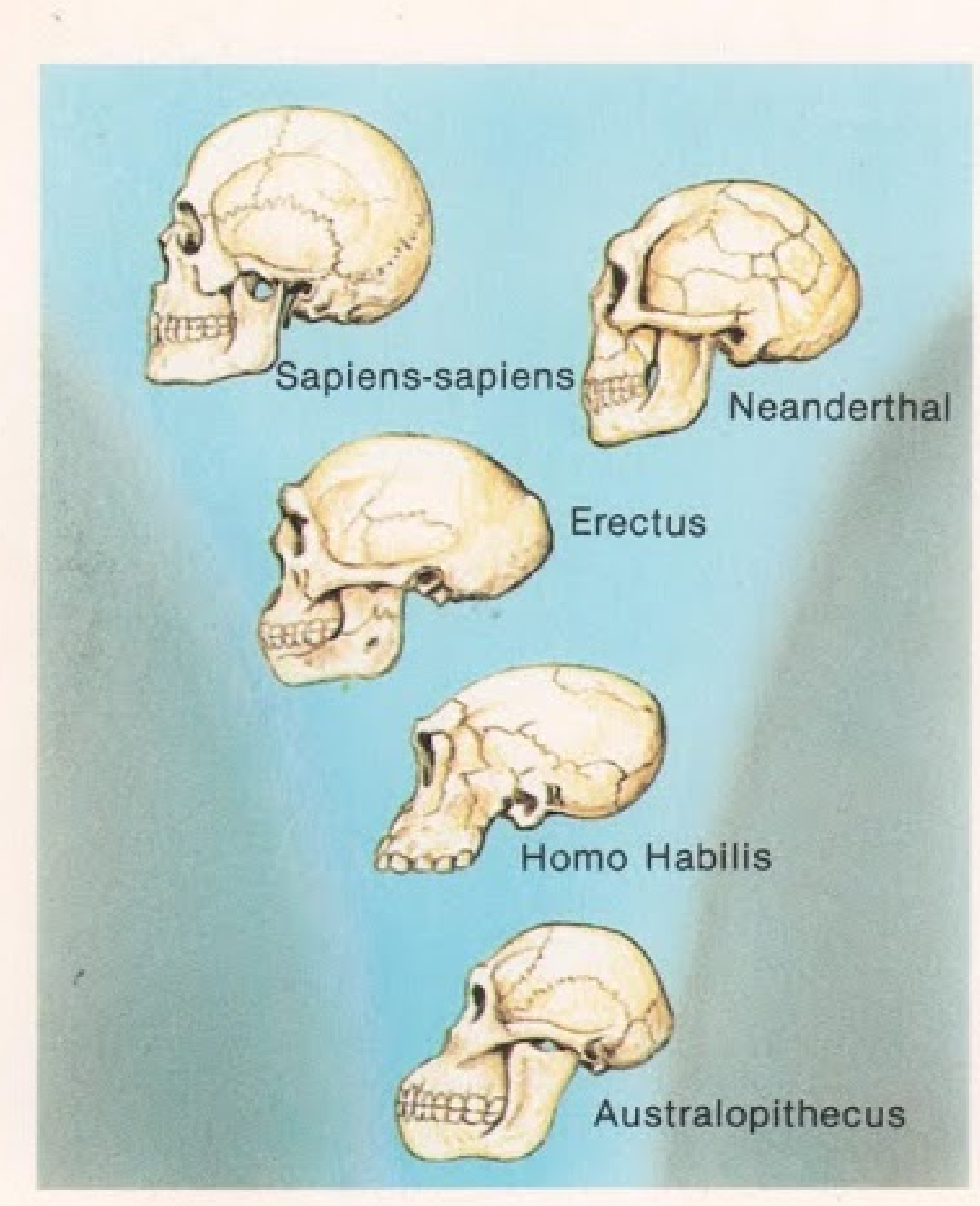
Les origines de l'homme

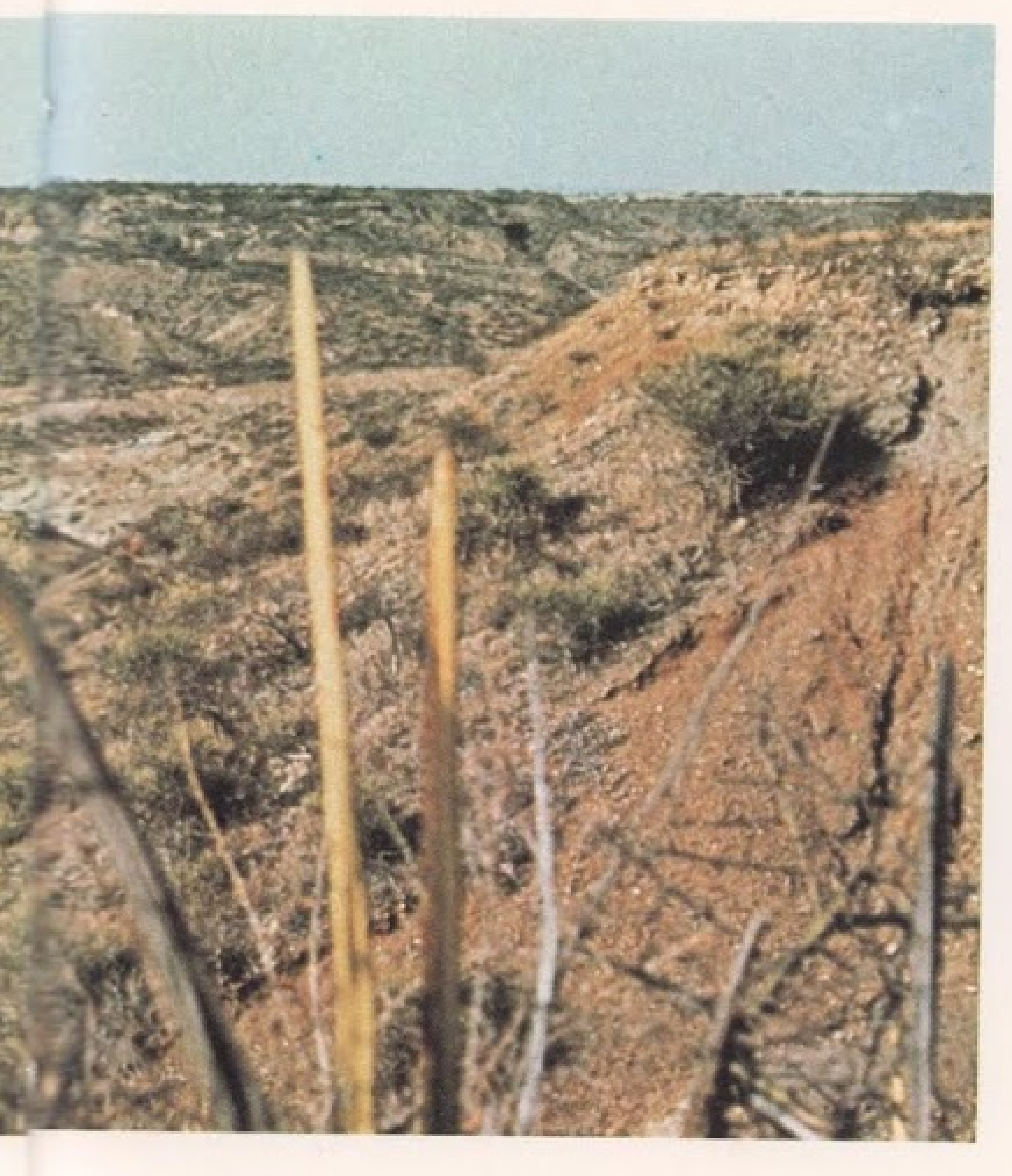
L'origine de l'homme moderne est encore en grande partie enveloppée de mystère. En effet, si les caractéristiques qui rapprochent le genre *Homo* des primates comme le gorille et le chimpanzé sont évidentes et bien connues, le processus phylogénétique qui a amené l'apparition de notre espèce n'est pas encore complètement élucidé.

Selon les découvertes les plus récentes faites en Éthiopie, un primate, connu aujourd'hui sous le nom d'*Australopithecus,* aurait adopté, il y a 4 millions d'années, la station verticale, ce qui est considéré comme le premier pas vers l'« hominisation ». Les premières formes classifiables à l'intérieur du genre *Homo* appartiennent au groupe de l'*Homo habilis,* créature ayant vécu en Afrique entre 2 millions et 1 500 000 années avant nous. L'*Homo habilis* fut le premier être vivant à construire des outils lithiques. Il y a 1 million d'années environ apparut l'*Homo erectus,* dont les restes se retrouvent en Afrique, en Asie et en Europe; comme l'attestent les objets fossiles carbonisés trouvés sur les sites, il fit usage du feu pour la première fois. L'arrivée des types primitifs d'*Homo sapiens* remonte peut-être à 250 000 ans; on n'en connaît toutefois que quelques sous-espèces aujourd'hui disparues, comme l'homme de Neanderthal *(Homo sapiens neanderthalensis)* ou l'homme de Cro-Magnon, déjà fort semblable à l'homme moderne.



Ramapithecus (— 11 millions d'années) *Australopithecus* (— 3,5 millions d'années) *Homo habilis* (— 1,5 million d'années) *Homo erectus* (— 500 000 ans) *Homo sapiens* (— 200 000 ans) Homme moderne









Les premiers fabricants d'outils

L'*Homo habilis* fut probablement le premier être à construire des outils lithiques de type très primitif comme les grattoirs et les « choppers » (photographie ci-dessus), ainsi que des outils destinés à la fabrication d'autres outils.
Les réalisations lithiques de l'*Homo erectus* sont beaucoup plus avancées, puisque des haches et des outils tranchants bien travaillés à la main ont été découverts à côté de restes humains. Sur la photographie ci-dessous, une hache de type « acheuléen », trouvée à Azir (Algérie).



Les restes des hominiens à travers le monde

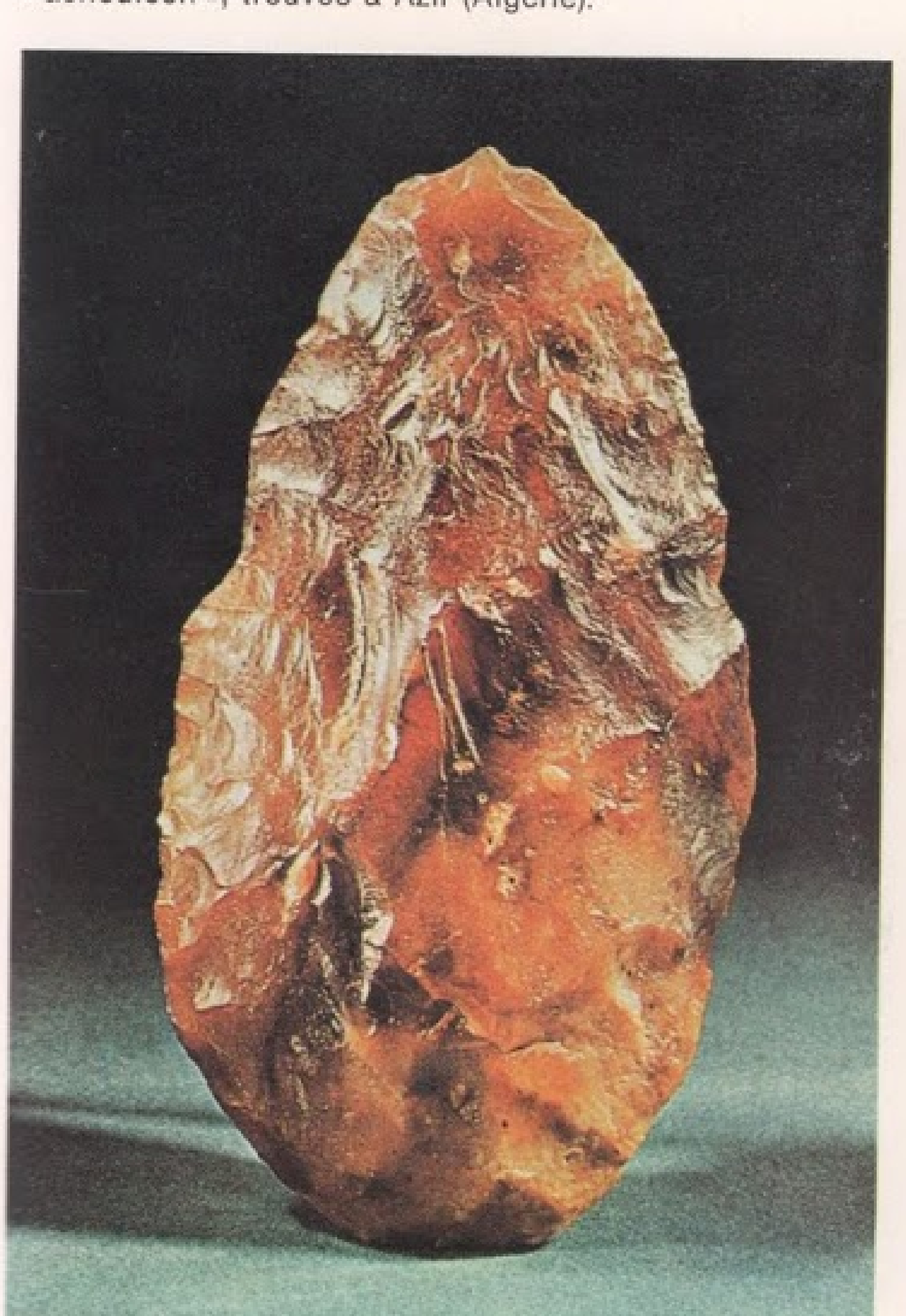
La carte ci-dessus montre la distribution géographique des principales découvertes d'hominiens fossiles dans le monde ; la carte ci-contre indique les principaux sites européens. On remarquera que les plus anciens restes d'hominiens (*Australopithecus* et *Homo habilis*) ont été découverts en Afrique, en particulier le long de la fracture de l'écorce terrestre connue sous le nom de Rift Valley.





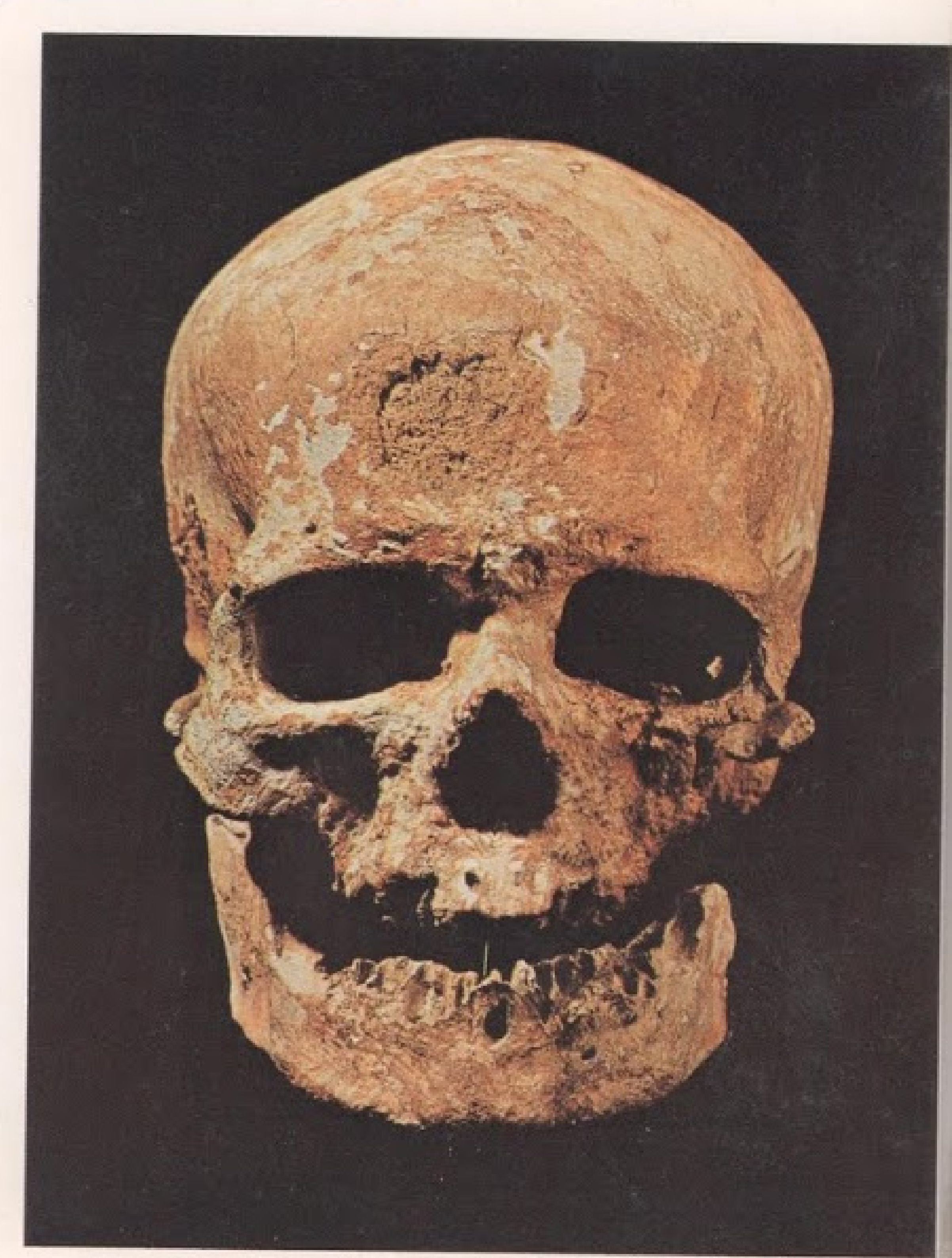
Le crâne « 1470 »

Le crâne « 1470 » est une découverte célèbre ; il fut trouvé par Richard Leakey sur les rives du lac Turkana (Kenya) et son âge est controversé. Le volume cervical (800 cm³ environ) était déjà remarquable.



Les restes d'*Homo sapiens*

Les fossiles qui donnent des informations sur la période comprise entre — 500 000 et — 250 000 années sont peu nombreux ; c'est la période durant laquelle apparurent les premiers représentants de l'*Homo sapiens*. Parmi eux, les trouvailles de Swanscombe, en Angleterre (dont les individus avaient un cerveau de 1 300 cm³ environ), et celles de Steinheim, en Allemagne, sont très connues. En France, dans la grotte d'Arago, on a trouvé des restes d'*Homo sapiens* remontant à environ 250 000 ans. Ces découvertes indiquent toutefois des caractères de type très primitif, que montrent également certains crânes trouvés par Richard Leakey en 1967 dans la vallée de l'Omo (Kenya) ; ces derniers présentent des caractères de transition entre l'*Homo erectus* et l'*Homo sapiens*. En Europe, pendant la dernière phase glaciaire, vécut un *Homo sapiens* primitif connu comme l'homme de Neanderthal ; ses rapports avec l'homme moderne restent encore problématiques. Un premier exemple d'homme moderne est, en revanche, donné par l'homme de Cro-Magnon, apparu en Europe il y a à peu près 40 000 ans. Sur la photographie de droite, un crâne de Cro-Magnon provenant de la grotte de La Chapelle (France).



Les fossiles vivants

Le 22 décembre 1938, au large des côtes orientales de l'Afrique du Sud, un pêcheur capturait un étrange poisson, long de plus de 1,50 mètre, avec d'insolites nageoires charnues. L'animal fut porté au petit musée d'Histoire naturelle d'East London (République sud-africaine), dont la conservatrice, Miss Courtenay-Latimer, convaincue du caractère exceptionnel de la trouvaille mais ne sachant pas la classer, l'envoya à un spécialiste, le professeur Smith. La surprise et l'émotion du savant durent être immenses lorsqu'il reconnut dans cet étrange poisson un cœlacanthe, c'est-à-dire le repésentant d'un groupe de poissons extrêmement ancien que l'on croyait éteint depuis plus de 70 millions d'années ! Pour marquer sa reconnaissance envers Miss Latimer, le professeur Smith baptisa le poisson du nom générique de *Latimeria.* Les recherches furent poursuivies par des zoologues français, et, grâce à de nouvelles trouvailles, on arriva à en connaître beaucoup sur le *Latimeria* et ses habitudes. On découvrit ainsi qu'il vit dans le canal du Mozambique et près des Comores, qu'il est carnivore et ovovivipare (c'est-à-dire que les embryons se développent dans le ventre de la femelle) ; mais sa caractéristique la plus originale réside sans doute dans la structure de ses nageoires paires qui constituent une anticipation très primitive des membres des vertébrés terrestre. *Latimeria* est ainsi l'un des « fossiles vivants » qui a suscité le plus d'intérêt parmi les zoologues. Sous le nom de « fossiles vivants », on a coutume de désigner des organismes actuels qui sont le résidu de faunes et de flores anciennes. Ces organismes sont parvenus jusqu'à nous en conservant leurs caractéristiques spécifiques presque intactes depuis des millions d'années. Il est facile de comprendre comment un fossile vivant est, pour la science, une occasion unique d'étudier à fond les structures des organismes du lointain passé biologique de la Terre. Dans les exemplaires fossiles, en effet, ces structures ne se conservent pas ou ne se conservent que partiellement dans le meilleur des cas : ainsi les parties molles du corps. Si le *Latimeria* est l'un des fossiles vivants les plus connus et les plus intéressants, précisément pour ses affinités avec les poissons crossoptérygiens qui donnèrent naissance aux amphibiens, les autres organismes que l'on peut considérer comme des fossiles vivants sont nombreux dans la flore et la faune actuelles : ainsi, l'on connaît bien le *Neopilina,* unique représentant vivant d'une classe de mollusques (les monoplacophores) que l'on croyait éteinte depuis plus de 350 millions d'années jusqu'à ce qu'un exemplaire en fût pêché en 1957 au large du Costa-Rica.







Le métaséquoia
En 1945, le botaniste T. Kan, qui se trouvait en Chine, fut intrigué par un conifère étrange qui, à la différence des pins, perdait ses feuilles en hiver. La surprise des spécialistes qui étudièrent l'étrange plante fut grande lorsqu'ils l'identifièrent avec une forme fossile découverte depuis peu au Japon. Aujourd'hui, le métaséquoia (photographies ci-dessus et ci-contre) est répandu dans les parcs et les jardins.



Le ginkgo
Le *Ginkgo biloba* est la seule espèce vivante d'un groupe de gymnospermes très ancien qui s'éteignit il y a 100 millions d'années. C'est une plante connue exclusivement à l'état cultivé (photographie ci-dessus) et il semble que ce soit justement la raison pour laquelle cette plante a été préservée de la disparition; la culture paraît avoir commencé dans des temps très anciens. Il s'agit d'un arbre élancé, à la frondaison de forme conique et dont les feuilles caractéristiques en éventail sont finement veinées (photographie ci-contre), comme celles du capillaire. Les arbres sont sexués et peuvent donc être mâles ou femelles. La plante mâle produit des grains de pollen en épis pendants; la plante femelle produit des ovules de la dimension d'une cerise, pourvus de pulpe et de noyau.

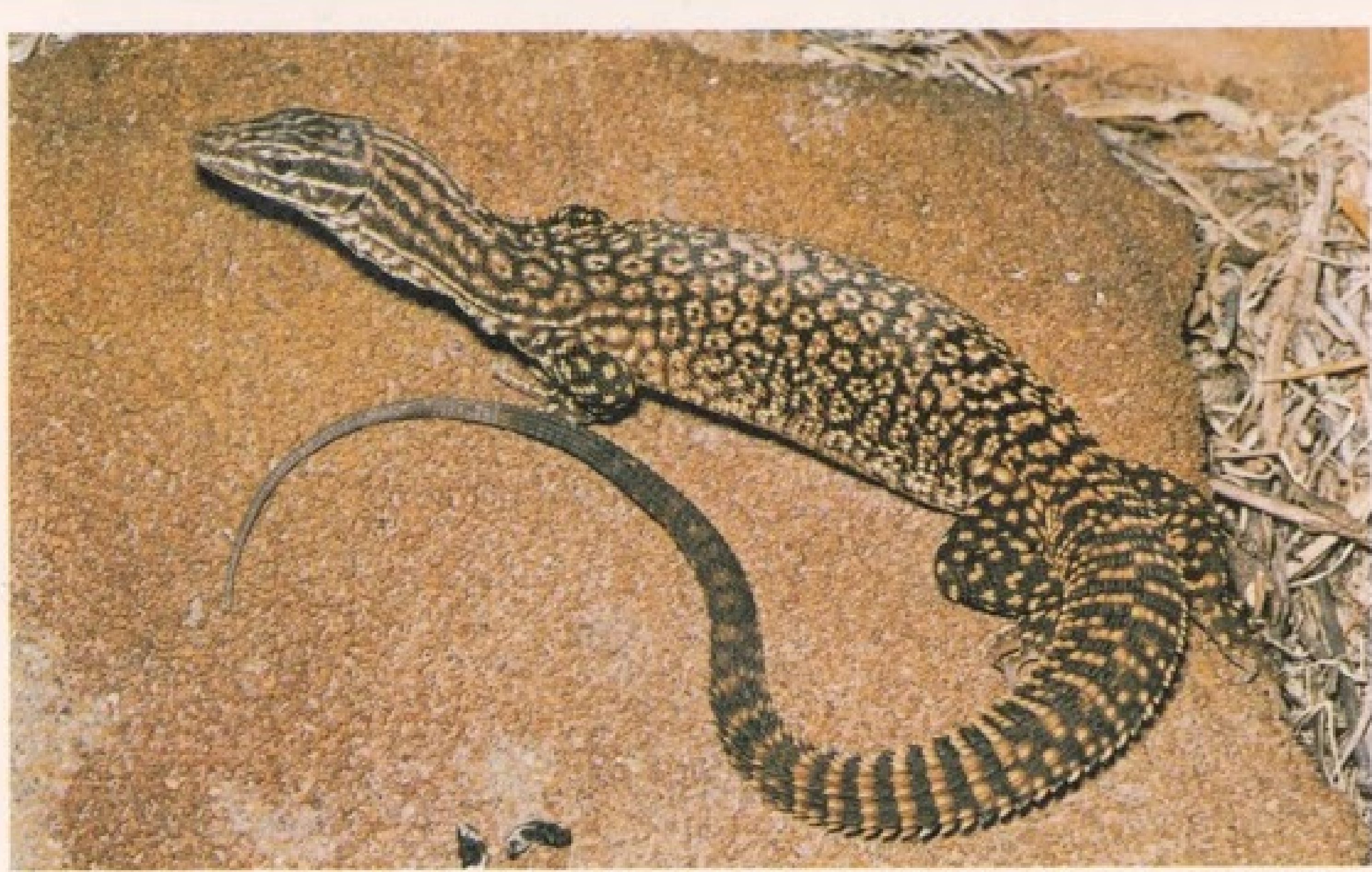






Le Nautilus

Le *Nautilus* est un autre fossile vivant célèbre, répandu sous quelques espèces dans l'océan Indien. Abondant dans les mers préhistoriques, c'est aujourd'hui l'unique mollusque céphalopode doté d'une coquille externe; celle-ci est divisée à l'intérieur en nombreux compartiments que l'animal utilise comme les water-ballasts des sous-marins, les remplissant ou les vidant pour flotter plus ou moins profondément. Les *Nautilus* furent très répandus dans le passé jusqu'au début de l'ère mésozoïque; ils déclinèrent alors progressivement au fur et à mesure de l'épanouissement évolutif des ammonites. Mais, à l'inverse des ammonites, qui disparurent complètement à la fin du Mésozoïque, les *Nautilus* ont survécu jusqu'à nos jours. Sur la photographie ci-dessus, un *Nautilus* fossile; sur la photographie en haut, à droite, coquilles de nautiles actuels.



Le varan

Le varan (photographie ci-contre, à droite) est un reptile du même groupe que les lézards et les iguanes, celui des lacertidés; de nombreuses formes fossiles appartiennent à ce groupe, parmi lesquelles les gigantesques mosasaures de la période crétacée. Il est répandu sous diverses espèces en Afrique, en Asie méridionale et en Australie. Les varans sont essentiellement carnivores : ils se nourrissent d'autres vertébrés et de leurs œufs. Le varan de l'île de Komodo peut mesurer plus de 4 mètres.



Le sphénodon

Le *Sphenodon punctatus,* ou thuatara, ou hattéria, est l'unique représentant vivant de l'ordre des reptiles rhynchocéphales, qui se sont développés durant le Mésozoïque. Cet animal vit dans quelques îles voisines de la côte de la Nouvelle-Zélande, où le capitaine Cook le signala pour la première fois. C'est un lézard qui peut atteindre 70 centimètres de longueur; il se nourrit d'insectes, de petits animaux et d'œufs qu'il recherche la nuit, et passe la journée dans sa tanière ou immergé dans l'eau. Il vit en bonne intelligence avec les pétrels, dans le refuge desquels il se blottit; il peut dépasser les cent ans d'âge. On le crut proche de la disparition au siècle dernier, mais il est à présent rigoureusement protégé et hors de danger. À droite, *Homeosaurus*, un rhynchocéphale du Jurassique; ci-dessous, à droite, un sphénodon actuel.



Le limule

Le limule est aujourd'hui attesté par six espèces vivant le long des côtes atlantiques des États-Unis et le long des côtes indo-pacifiques depuis l'Inde jusqu'au Japon. Ces quelques espèces représentent autant de survivants du groupe des xiphosures, arthropodes aquatiques étroitement apparentés aux gigantostracés des mers paléozoïques, qui atteignaient des proportions parfois énormes. Les premiers limules véritables apparurent il y a environ 170 millions d'années et n'ont pratiquement pas subi de variations depuis. Sur la photographie ci-dessus, un limule actuel; sur la photographie de droite, un limulidé des calcaires jurassiques de Solnhofen (Bavière).





Curiosités paléontologiques

La découverte de matériaux fossiles par les populations anciennes fit surgir un grand nombre de points d'interrogation et de légendes autour de ces trouvailles : on leur attribua des pouvoirs surnaturels ou thérapeutiques, en les entourant de contes aussi curieux que fantastiques. Par exemple, au Moyen Age, la trouvaille d'un crâne fossile de rhinocéros laineux (photographie ci-contre) aux alentours de la ville de Klagenfurt (Autriche) excita au plus haut point les imaginations des habitants, qui ne connaissaient pas les rhinocéros : ils attribuèrent ces restes à un dragon fantastique qui aurait vécu et serait mort en cet endroit et érigèrent au centre de la ville une statue à cet animal fabuleux sorti de leur imagination (photographie ci-dessous). Cette statue représente peut-être une des premières reconstitutions paléontologiques que nous connaissions.





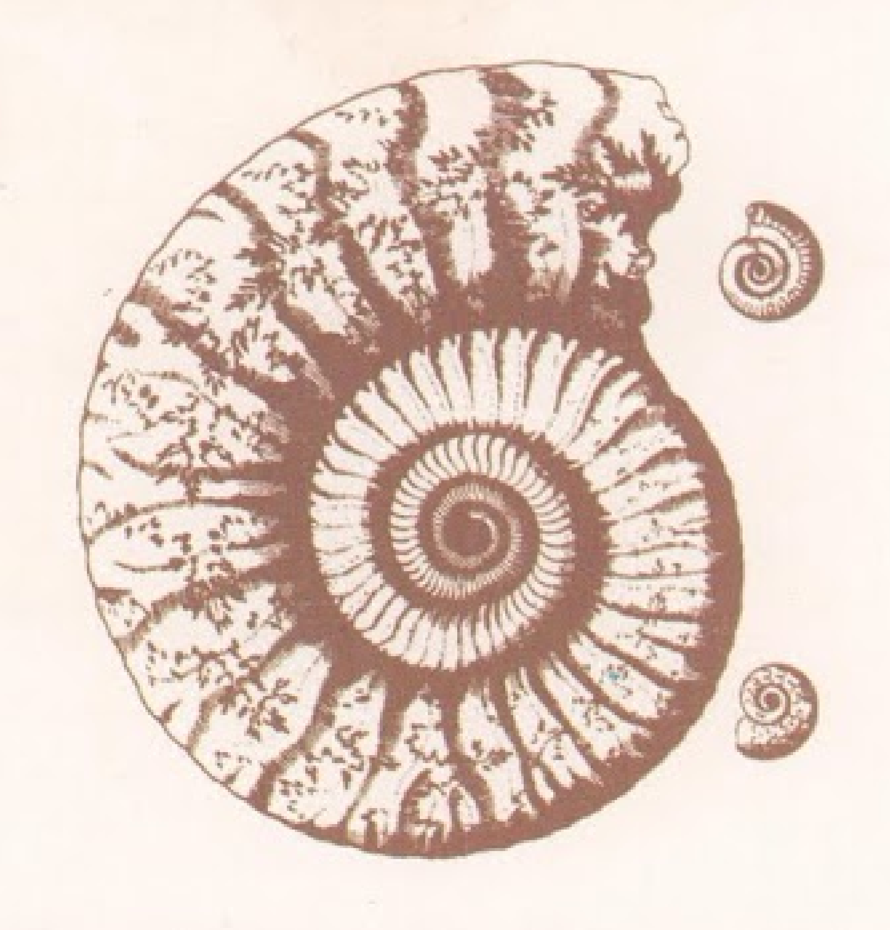
Le squelette représenté à droite est ce qui reste d'une salamandre géante du Miocène, longue de plus de 1 mètre, trouvée dans le canton de Soleure, par le géologue suisse J.-J. Scheuchzer, qui attribua ces restes à la dépouille d'un homme mort durant le Déluge universel, et les baptisa *Homo diluvii testis,* « homme témoin du Déluge ». Cela se produisit en 1726, et ce n'est que bien des années après que Cuvier, le fameux paléontologue, démontra qu'il s'agissait d'un amphibien. Cette identification fantaisiste peut être considérée comme l'une des plus célèbres erreurs de l'histoire de la paléontologie.



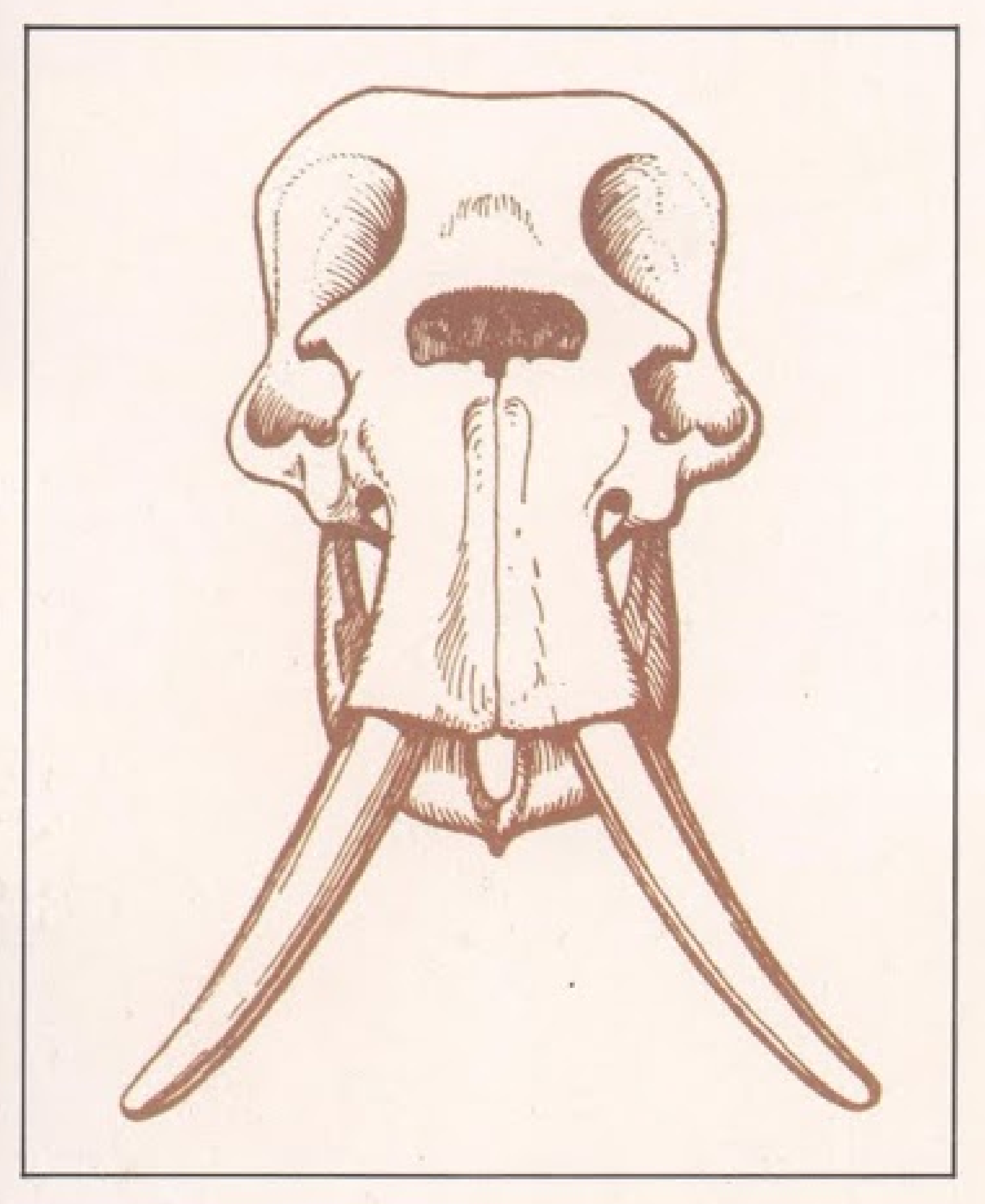
Dans les couches tertiaires du sous-sol chinois, on retrouve fréquemment des dents de squale isolées (photographie ci-dessus). Les anciens Chinois croyaient que c'était des dents de dragons, que les monstres auraient perdues en mordant furieusement les roches...

Les bélemnites (photographie ci-dessous), coquilles internes de céphalopodes du Mésozoïque, ont été interprétées jadis comme les pointes des éclairs fichées dans le sol.





Une des premières représentations d'ammonite, décrite et figurée par Mercati en 1717. Le nom « ammonite » dérive du personnage du dieu Amon, que l'on représente avec des cornes striées qui rappellent la coquille de ces céphalopodes.



Les restes d'éléphants découverts dans certaines grottes siciliennes ont excité l'imagination des antiques découvreurs : ne connaissant pas ces puissants mammifères, ils crurent que ces restes avaient appartenu à des géants, pourvus d'un œil unique placé au centre de leur front, qu'ils appelèrent cyclopes.



Les journaux satiriques des années 1800, comme ceux d'aujourd'hui, avaient tendance à tourner en dérision les personnages les plus en vue, ceux dont on parlait dans le moment : nous voyons ici un paléontologue célèbre, en tenue de dompteur, en train de dresser un animal fossile !

La classification des fossiles

La systématique est la science de la classification, c'est-à-dire la science qui étudie la hiérarchie des caractéristiques des organismes et qui, sur ces bases, regroupe les animaux et les végétaux en catégories appelées *unités systématiques.* Le but des études systématiques est de parvenir à ordonner le monde animal et le monde végétal de façon à déterminer les fondements de la connaissance des organismes ; cela constitue ensuite le point de départ vers des études plus complexes comme celles qui embrassent l'évolution, l'écologie et la biogéographie. En effet, il ne sera pas possible d'étudier l'évolution d'un groupe d'animaux si l'on n'établit pas d'abord les organismes qui lui appartiennent, si l'on n'identifie pas ses éventuels sous-groupes ou si l'on ne définit pas clairement les caractéristiques qui permettent de réunir un certain nombre d'organismes dans le même groupe.

Puisque les fossiles sont les restes d'animaux et de plantes qui ont réellement existé à un moment donné, le paléontologue devra procéder à leur égard comme s'il se trouvait en présence d'animaux vivant actuellement ; il tirera parti, pour leur classification, de toutes les informations que le monde des organismes vivants, plus riche en matériel, peut lui fournir. Il devra tenir compte de la mutabilité individuelle des organismes, de celle des groupes, et de tous les aspects propres aux organismes dont l'observation est difficile sur du matériel fossile, mais que l'on peut facilement identifier dans des groupes d'animaux vivants.

L'unité systématique fondamentale est l'espèce, unique catégorie de la nature, qui peut être définie comme un ensemble d'organismes potentiellement ou effectivement capables de se reproduire par croisement. Cette définition de l'espèce nous éloigne naturellement de la paléontologie, étant donné que l'espèce ainsi définie ne peut être vérifiée sur un matériel inerte comme celui dont dispose le paléontologue. La définition des espèces paléontologiques devient ainsi plus complexe : d'une part, il n'y a aucune possibilité de vérification ; d'autre part, la dimension temporelle revêt, en paléontologie, une grande importance, alors qu'elle n'a pas d'influence pour les études sur le matériel vivant. Tandis que le biologiste a une vision partielle du monde vivant, limitée à un seul espace de temps, le paléontologue dispose d'un cadre plus vaste, puisqu'il considère chaque groupe d'animaux ou de plantes à divers moments de leur histoire d'un point de vue global au sens temporel, c'est-à-dire évolutif ; si l'espèce biologique est définissable seulement au sens spatial, l'espèce paléontologique (appelée également *espèce chronologique*) peut être définie aussi au sens temporel. L'espèce biologique est variable uniquement dans l'espace, alors que l'espèce paléontologique est variable dans l'espace ET dans le temps.

Il est donc très difficile de déterminer les espèces dans le domaine de la paléontologie : au sens spatial, pour chaque intervalle temporel, la définition est assez facile, même si elle est en partie subjective par manque de vérifications ; mais, au sens temporel, une subdivision est uniquement subjective. Le paléontologue se trouve, en effet, en présence de groupes en changement continuel et progressif à travers le temps : cela ne lui permet pas, sinon arbitrairement, d'établir des divisions systématiques à l'intérieur d'une lignée évolutive.

À l'échelon supérieur à l'espèce, les unités systématiques ne sont pas fondées sur des caractéristiques biologiquement démontrables, mais sont plutôt dues à des interprétations subjectives ou à des traditions. Ainsi, les espèces sont regroupées en *genres,* les genres sont réunis en *familles,* les familles en *ordres,* les ordres en *classes* et les classes en *embranchements.* Outre celles que nous venons de citer, il existe de nombreuses catégories systématiques intermédiaires, créées pour les besoins d'une classification toujours plus précises : ainsi la superfamille, le sous-embranchement, le super-ordre, le sous-ordre, etc.

La systématique est une science constituée de règles fixes, qui sont suivies par tous les chercheurs, pour ne pas aboutir à une inévitable confusion si chacun se servait d'une nomenclature qui lui fût propre. Les règles systématiques ont été rassemblées dans un *Code international de nomenclature zoologique* publié en 1961 et suivi par tous les systématiciens. Ses divers articles indiquent les modalités à suivre pour une dénomination correcte des organismes, pour leur description régulière, et ainsi de suite.

Chaque organisme, animal ou végétal, est défini par un double nom latin : la première partie du nom représente le genre, la seconde indique l'espèce. Le nom générique commence par une majuscule, tandis que le nom spécifique commence toujours par une minuscule, même si c'est un nom de personne dédié à un savant. Ainsi, par exemple, le nom scientifique du lion est *Panthera leo.* Au nom scientifique est ajouté le nom de l'auteur qui a décrit et défini le premier l'espèce, et l'année au cours de laquelle la première publication a eu lieu. Pour reprendre le même exemple, le nom scientifique complet du lion est *Panthera leo* (Linné, 1758). Même les parenthèses qui enferment le nom de l'auteur et la date de publication ne sont pas mises par hasard : elles signifient que l'auteur avait attribué l'espèce en question à un genre différent de celui dans lequel elle est actuellement classée : Linné avait classé l'espèce *leo* dans le genre *Felis* et non dans le genre *Panthera,* ce dernier ayant été introduit plus tard à la suite d'études systématiques plus approfondies.

Pour donner un exemple de la classification complète d'un animal, la « fiche » détaillée du lion s'établit ainsi :

Espèce	*Leo*
Genre	*Panthera*
Famille	*Félins*
Ordre	*Carnivores*
Classe	*Mammifères*
Sous-embranchement	*Vertébrés*
Embranchement	*Cordés*

ou encore : « Le lion est un vertébré mammifère carnivore de la famille des félins. » Si nous considérons ensuite le tigre et le léopard, dont les noms scientifiques sont *Panthera tigris* (Linné, 1758) et *Panthera pardus* (Linné, 1758), nous nous rendons compte que le lion, le tigre et le léopard appartiennent tous au même genre.

Quand, au cours de la classification, on est en mesure de définir le genre, mais non l'espèce, d'un organisme, on pourra écrire le nom générique suivi des lettres *sp.* ou *sp. ind.,* ce qui signifie « espèce indéterminée ». Si l'attribution à une espèce est incertaine, on pourra faire précéder le nom spécifique d'un point d'interrogation ou de la mention « *cf.* » (*Confer,* impératif latin signifiant « comparez, rapprochez ») : cela indiquera que l'on s'est limité à un simple rapprochement avec une espèce déjà connue, sans donner une attribution plus précise.

Reprenons comme exemple le lion : si un zoologue peu expérimenté capture un lion mais ne sait pas le classer systématiquement, il indiquera simplement *Felis* sp., c'est-à-dire félin non identifié ; mais s'il écrit *Felis* cf. *leo,* il voudra faire comprendre qu'il n'est pas sûr d'avoir trouvé un lion même si l'animal en sa possession ressemble à un lion de façon extraordinaire.

On trouvera dans les pages suivantes un catalogue systématique des groupes de plantes et d'animaux qui ont des représentants fossiles. La classification ne descend pas au-dessous de l'ordre, et seules ont été données pour chaque groupe les caractéristiques principales et les limites chronologiques de leur diffusion.

LES PLANTES

Dans ce « catalogue » des végétaux n'apparaissent ni les champignons ni les lichens, qui sont très rares à l'état fossile.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Embranchement **Schizophytes**

Classe Schizophycées

Les schizophycées, appelées aussi algues bleu-vert ou cyanoschizophycées, sont des organismes faits de filaments pourvus d'une gaine résistante, qui ont la capacité de fixer le carbonate de calcium présent dans l'eau et de former ainsi des incrustations calcaires. Ces incrustations concentriques, dues à l'activité des schizophycées, sont attestées à l'état fossile à la fin de l'ère archéozoïque. Dans les mers très anciennes, elles constituaient des bancs calcaires assez étendus. Ces structures fossiles ont reçu le nom de stromatolithes (fig. 1).

Classe Schizomycètes

Les micro-organismes connus sous le nom de bactéries appartiennent à la classe des schizomycètes. Ce sont des organismes très simples, incolores et habituellement privés de chlorophylle.
L'existence des bactéries aux époques géologiques passées est démontrée indirectement parce qu'on attribue à leur activité la formation de quelques dépôts sédimentaires de fer, de calcaire et de phosphate. Les bactéries fossiles ont été observées directement dans les gisements de charbon fossile, dans quelques roches très anciennes, dans les excréments et les téguments mous de quelques animaux fossilisés.
À cette classe est attribué le plus ancien organisme connu, l'*Eobacterium,* découvert dans les roches de la formation de Fig Tree au Transvaal oriental, en Afrique du Sud, vieilles de plus de 3 milliards d'années.

Embranchement **Chrysophytes**

Classe Chrysophycées

Deux groupes de micro-organismes très communs à l'état fossile : les coccolithophoridés et les silicoflagellées, sont attribués à la classe des chrysophycées.
Les coccolithophoridés (fig. 2), actuellement très répandus dans les mers chaudes, sont des cellules flagellées microscopiques revêtues de minuscules plaquettes de calcaire de formes très variées. Ces plaquettes se conservent à l'état fossile en se déposant sur le fond de la mer quand la cellule se détruit, contribuant ainsi à la formation de dépôts calcaires. Les coccolithophoridés sont connus depuis la fin du Paléozoïque : au Crétacé, ils deviendront tellement abondants que la craie du Bassin parisien est composée presque exclusivement des restes de ces organismes.
Les silicoflagellées (fig. 3) sont moins répandues ; ce sont des micro-organismes planctoniques typiques des mers froides, constitués d'un squelette siliceux formé de deux valves à structure réticulaire. Apparus au Crétacé supérieur, ils furent surtout répandus en assez grand nombre à l'ère cénozoïque.

Embranchement **Pyrrophytes**

Classe Dinophycées

Les dinoflagellées (fig. 4), organismes planctoniques qui vivent aujourd'hui en eau douce et en eau de mer, et qui possèdent une thèque résistante ornée de piquants et de prolongements de formes variées, sont attribuées à la classe des dinophycées. Leur thèque se conserve à l'état fossile. Les dinoflagellées sont connues depuis l'ère paléozoïque.

Embranchement **Bacillariophytes**

Classe Bacillariophycées

Des micro-organismes dotés d'une petite coquille calcaire, qui vivent dans les eaux marines et dans les eaux douces des régions froides, et qui sont connus sous le nom d'algues siliceuses ou diatomées, appartiennent aux bacillariophycées (fig. 5).
Les coquilles siliceuses des diatomées, très variables de formes et de dimensions, ont contribué à la formation d'accumulations sédimentaires en milieu lagunaire ou lacustre. Ces roches, blanches et friables, composées presque exclusivement des coquilles de tels organismes, prennent le nom de farine fossile, de tripoli ou de diatomite.
Les plus anciennes diatomées connues ont été retrouvées dans des sédiments du Jurassique inférieur.

Embranchement **Phéophytes**

Classe Phéophycées

Les phéophycées sont les algues brunes, répandues dans les mers aussi bien que dans les eaux douces des continents. Elles sont peu attestées à l'état fossile ; quelques fragments de grandes dimensions qui leur sont attribués proviennent de terrains siluriens et dévoniens. Il s'agit de fragments de tiges de presque 1 mètre de diamètre, qui furent primitivement interprétés comme venant de troncs de conifères gigantesques.

Embranchement **Rhodophytes**

Classe Rhodophycées

Ce sont les algues rouges, actuellement répandues dans toutes les mers. Dans le passé, les solénoporacées et les corallinacées ont eu une certaine importance : les premières ont vécu du Silurien au Crétacé ; les secondes, apparues au Crétacé, sont, aujourd'hui encore, florissantes. Au microscope, elles apparaissent constituées de filets radiaux de petites cellules formant, dans leur imbrication, des masses nodulaires ou incrustations. Elles contribuèrent, dans les mers du passé, à édifier les barrières sous-marines, isolées ou associées à des constructions coralliennes.

Embranchement **Chlorophytes**

Classe Chlorophycées

Les chlorophycées sont les algues vertes qui vivent aujourd'hui dans les mers tropicales et les eaux douces. Par le passé, elles eurent une fonction très importante dans la construction des barrières calcaires, soit isolement, soit en association avec d'autres organismes bâtisseurs comme les cœlentérés, par exemple. Les groupes les plus intéressants du point de vue paléontologique sont les codiacées et les dasycladacées, apparues au Silurien.

Les codiacées (ou codiales) sont des plantes formées de tubes ramifiés divisés en très petites articulations superposées les unes aux autres et ouvertes de petits trous. Les dasycladacées (ou dasycladales) sont des algues microscopiques formées (fig. 6) d'une tige ramifiée qui, dans ses parties externes, a la propriété de fixer le carbonate de calcium dissous dans l'eau, se construisant ainsi une sorte de squelette calcaire externe.

La grande abondance de ces algues a beaucoup contribué à l'édification des barrières coralliennes triasiques de l'Italie septentrionale.

Embranchement **Ptéridophytes**

Les ptéridophytes sont des plantes dépourvues de fleurs et de graines, qui se reproduisent grâce à des spores. Apparues au Silurien, elles constituèrent, pendant la majeure partie de l'ère paléozoïque, la base de la végétation terrestre. C'est à elles (avec le groupe des psilophytales) qu'il revint de conquérir durablement le milieu subaérien.

Classe Psilopsides

À côté de certaines espèces encore vivantes aujourd'hui, le groupe des psilophytales appartient à cette classe : ce furent les premières plantes terrestres. Apparues au Silurien, elles connurent une diffusion remarquable, surtout au Dévonien. Il s'agissait de végétaux de dimensions modestes, formés essentiellement d'une tige souterraine sans racines, se transformant en tiges aériennes verticales divisées par dichotomie (fig. 7).

Classe Lycopsides

Cette vaste classe est aujourd'hui représentée par quelques formes herbacées comme les lycopodes ; quelques-uns des végétaux les plus visibles du passé lui appartenaient : ils pouvaient atteindre, au Carbonifère — période de leur plus grand épanouissement —, 30 mètres de hauteur. Il s'agit des lépidodendrons et des sigillaires qui, du Dévonien au Permien, formèrent des forêts denses au voisinage des marais et des lacs. Les lépidodendrons (fig. 8) étaient constitués d'un tronc ramifié en sa partie terminale, tandis que les sigillaires (fig. 9) n'avaient que de rares ramifications. Tout le tronc était couvert de feuilles particulières, étroites et allongées, qui laissaient en tombant des cicatrices foliaires : la classification actuelle de ces plantes se fonde sur la forme de ces cicatrices foliaires, toujours bien conservées à l'état fossile.

Classe Sphénopsides

Les sphénopsides sont actuellement représentées par de petites plantes herbacées (équisétales), mais, au Paléozoïque, elles donnèrent quelques formes arborescentes qui pouvaient atteindre des hauteurs importantes (fig. 10). Il s'agit des calamariacées, qui vivaient le pied immergé dans les eaux paludéennes et qui contribuèrent à former les grandes forêts inondées de la période carbonifère. Ces végétaux anciens étaient constitués d'un tronc formé d'une succession d'articulations séparées par des nœuds faciles à disjoindre. Le tronc se terminait par une touffe de fausses feuilles et des couronnes foliaires peu développées correspondaient aux nœuds du tronc.

Classe Ptéropsides

Il s'agit des fougères, encore très abondantes actuellement : elles furent très répandues au Paléozoïque, ou bien sous forme d'herbes de petites dimensions, ou bien sous des formes arborescentes atteignant des hauteurs remarquables (fig. 11). Ce furent les premières plantes à développer de véritables feuilles, et, grâce à cette caractéristique, qui leur permettait de s'éloigner davantage de l'eau, elles constituèrent au Carbonifère une part importante des forêts qui surgissaient des endroits asséchés.

Embranchement **Spermaphytes**

Les spermaphytes sont des plantes plus évoluées, car, à la différence de toutes celles qui précèdent, elles se reproduisent au moyen de graines.

Sous-embranchement **Gymnospermes**

Les gymnospermes sont des végétaux qui ne se reproduisent pas par des spores, mais possèdent des graines non enfermées dans une enveloppe protectrice. Elles apparurent à la période dévonienne.

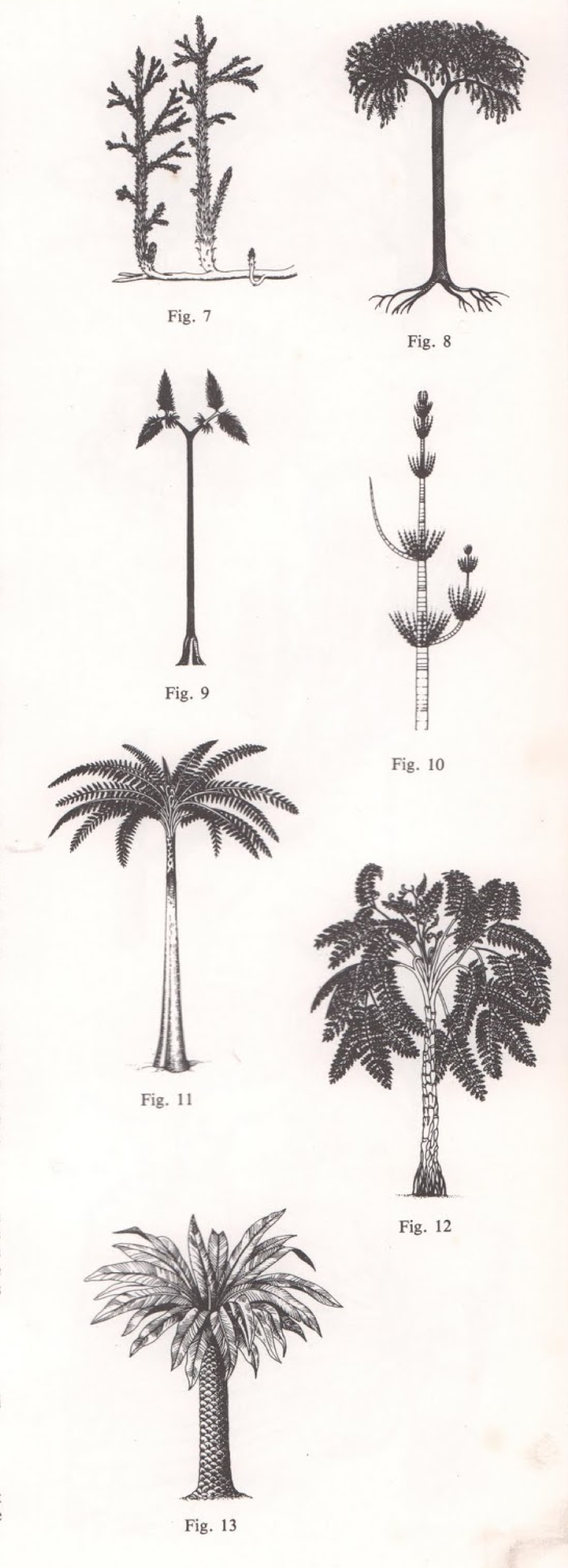


Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

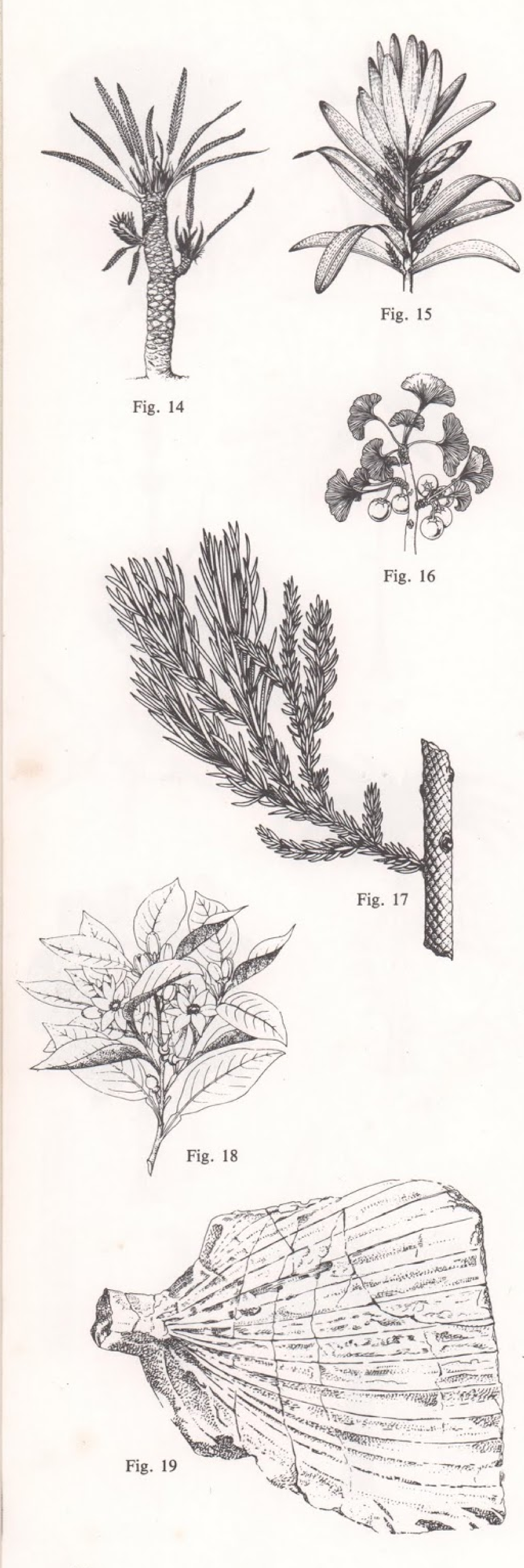

Fig. 14

Fig. 15

Fig. 16

Fig. 17

Fig. 18

Fig. 19

Classe Ptéridospermatophytes

Les ptéridospermatophytes (fig. 12), complètement disparus aujourd'hui, étaient des plantes très semblables aux fougères, dont elles se distinguaient par la présence de graines véritables. Apparues au Dévonien, elles constituèrent, au Carbonifère, une part importante de la végétation. Après cette période, elles prirent une place toujours croissante, si bien qu'au Permien elles caractérisaient les deux grands domaines de la flore : la flore des continents septentrionaux et la flore du Gondwana, avec le genre *Glossopteris,* très typique et très répandu, dont la feuille ovale est bien reconnaissable. Les ptéridospermatophytes disparurent à la fin de l'ère paléozoïque.

Classe Cycadales

Les cycadales sont des plantes qui apparurent au Carbonifère et qui sont actuellement représentées par une centaine d'espèces tropicales d'aspect très semblable aux palmiers. Elles sont constituées d'un tronc simple, non ramifié, cylindrique, recouvert d'écailles et finissant, à la partie supérieure, par un bouquet de feuilles semblables à celles des palmiers (fig. 13).

Classe Bennettitales

Apparues au Permien, ces plantes connurent leur plus grand développement au Jurassique et au Crétacé, puis s'éteignirent au début de l'ère cénozoïque.
Il s'agit de plantes semblables aux cycadales, avec un tronc cylindrique non ramifié et un bouquet de feuilles terminales, pennées. Elles pouvaient atteindre 3 mètres de longueur. Elles se distinguent toutefois des cycadales parce qu'elles possèdent une fleur complète d'organes reproducteurs mâles et femelles ou hermaphrodites. De nombreux savants voient dans les bennettitales le groupe dont seraient dérivées les angiospermes (fig. 14).

Classe Cordaïtophytes

Les cordaïtophytes sont des gymnospermes primitives, apparues au Dévonien et disparues à la fin de l'ère paléozoïque. Elles pouvaient atteindre 30 à 40 mètres de hauteur ; elles avaient un tronc élancé, ramifié et portant une couronne de feuilles caractéristiques. Ces feuilles étaient allongées et insérées en spirale sur le tronc, possédaient des nervures parallèles et pouvaient atteindre 1 mètre de longueur (fig. 15). Considérées dans leur ensemble, les cordaïtophytes devaient ressembler aux conifères.

Classe Ginkgophytes

Les ginkgophytes, dont ne subsiste aujourd'hui qu'un seul survivant, le *Gingko biloba* (fig. 16), apparurent au Carbonifère et atteignirent leur plus grand développement au Jurassique. Ce sont des plantes à tronc élevé, dont les feuilles ont une forme lobée tout à fait caractéristique.

Classe Coniférophytes

Les conifères sont des plantes connues de tous et largement répandues aujourd'hui à travers le monde. Il suffira donc de mentionner qu'elles firent leur apparition au Carbonifère et qu'elles prirent de l'importance surtout durant le Permien et le Triasique. Les premiers coniférophytes, parmi lesquels le genre *Walchia* (fig. 17), étaient très proches des araucarias actuels.

Sous-embranchement **Angiospermes**

Les angiospermes sont des plantes supérieures, pourvues de graines contenues dans une enveloppe bien distincte et de fleurs ; elles dominent aujourd'hui la végétation terrestre. Leur origine n'est pas connue : il semble qu'on puisse les faire remonter à la période triasique, mais leur diffusion massive commença seulement au Crétacé.

Classe Dicotylédones

Ce sont des plantes dans lesquelles la graine est dotée de deux folioles embryonnaires. Apparues au Mésozoïque, elles devinrent, au Tertiaire, le groupe dominant, et elles constituent aujourd'hui la fraction la plus importante de la flore terrestre (fig. 18).

Classe Monocotylédones

Il s'agit de plantes plus évoluées dans lesquelles la graine est dotée d'une seule foliole embryonnaire. La plus ancienne angiosperme connue, la *Sanmiguelia lewisi* (fig. 19), espèce découverte dans les couches triasiques du Colorado, appartient à cette classe. Les monocotylédones, palmiers et graminacées entre autres, commencèrent à se développer vers la fin de l'ère mésozoïque.

LES ANIMAUX

Embranchement **Protozoaires**

Les protozoaires sont des animaux dont les dimensions varient entre un micron et plusieurs centimètres : ils sont essentiellement aquatiques et composés d'une cellule unique. Ne se conservent à l'état fossile que ceux qui possèdent des structures résistantes, comme une coquille calcaire, siliceuse ou chitineuse. Les protozoaires comportent un nombre exceptionnel d'espèces et sont divisés en classes nombreuses.

Classe Sarcodinés
Ordre Foraminifères

Organismes unicellulaires, essentiellement marins, à coquille calcaire ou chitineuse. Les foraminifères ont fourni un grand nombre de fossiles directeurs (ou caractéristiques), parmi lesquels il faut mentionner ceux qui sont connus sous le nom de « macroforaminifères », qui atteignirent parfois des dimensions importantes et possédaient des coquilles à plusieurs compartiments de structure très compliquée ; ainsi les nummulites (fig. 20) du Paléogène, les fusulines du Carbonifère et du Permien. Les foraminifères firent leur première apparition au Cambrien et vivent encore actuellement.

Ordre Radiolaires

Ce sont des organismes marins unicellulaires qui possèdent une coquille siliceuse perforée, de formes très variées, ornée de piquants et d'épines (fig. 21). Les radiolaires apparurent à la période cambrienne et donnèrent naissance, par l'accumulation de leurs squelettes, à de véritables amas rocheux.

Classe Ciliés

Les ciliés sont des protozoaires aquatiques dotés d'une coquille qui peut se conserver à l'état fossile. Les ciliés les plus répandus à l'état fossile sont les tintinnides, dont la coquille est en forme de coupe ou de petite cloche (fig. 22) ; ils apparurent pour la première fois à la période jurassique.

Embranchement **Porifères**

Les porifères, ou éponges, sont attestés à l'état fossile depuis la période précambrienne, sous forme d'individus complets ou sous forme de fragments calcaires ou siliceux ; ces éléments microscopiques, appelés spicules, qui soutiennent leur corps (fig. 23).

Embranchement **Archæocyathidés**

Les archæocyathidés sont des organismes aujourd'hui disparus qui ont vécu dans les mers de l'époque cambrienne. Ce sont des animaux de forme conique, composés de deux parois poreuses concentriques réunies par des cloisons, ou « septes », verticales et par des tables horizontales (fig. 24). Dans la partie centrale de l'organisme se trouvait une cavité comparable à la cavité pseudogastrique des éponges. Les archæocyathidés vivaient fixés au fond de la mer, en eau peu profonde, près de la ligne des côtes. Ils furent naguère classés soit parmi les cœlentérés, à cause des cloisons verticales radiales, soit parmi les éponges, à cause de la cavité centrale. On les considère aujourd'hui comme un type tout à fait indépendant.

Embranchement **Cœlentérés**

Les cœlentérés sont des animaux aquatiques constitués essentiellement par une cavité centrale pourvue d'une seule ouverture entourée de tentacules disposés en rayons. Ils se présentent sous deux formes : l'une fixe, ou polype ; l'autre flottante, ou méduse. Polype et méduse peuvent alterner durant la vie de la même espèce.
Les cœlentérés sont attestés à l'état fossile depuis l'ère archéozoïque. On a retrouvé, en effet, dans les terrains de cette période, les empreintes laissées par l'ombrelle des méduses. Les cœlentérés à forme de polypes apparurent plus tard, à l'Ordovicien. À partir de ce moment, les cœlentérés pourvus d'un squelette calcaire formèrent de vastes associations et commencèrent à ériger des barrières coralliennes ; transformées et disloquées par des phénomènes géologiques postérieurs à leur formation, elles constituent aujourd'hui, dans certains cas, de véritables montagnes : ainsi, les Dolomites, en Italie, sont les restes d'une barrière corallienne édifiée durant le Triasique.

Classe Protoméduses

Ce sont des méduses primitives, aujourd'hui disparues, dont on retrouve les empreintes dans les terrains cambriens de nombreux sites, et dans les roches précambriennes de l'Amérique du Nord. Il s'agit des plus anciens cœlentérés connus, semblables aux méduses actuelles, mais dépourvus de tentacules.

Classe Dipleurozoaires

Il s'agit de méduses aujourd'hui disparues, qui ont vécu durant la période cambrienne. Elles étaient constituées par une ombrelle en forme de cloche, incisée d'un sillon médian et de sillons radiaux, et munie de nombreux tentacules filiformes sur les bords (fig. 25).

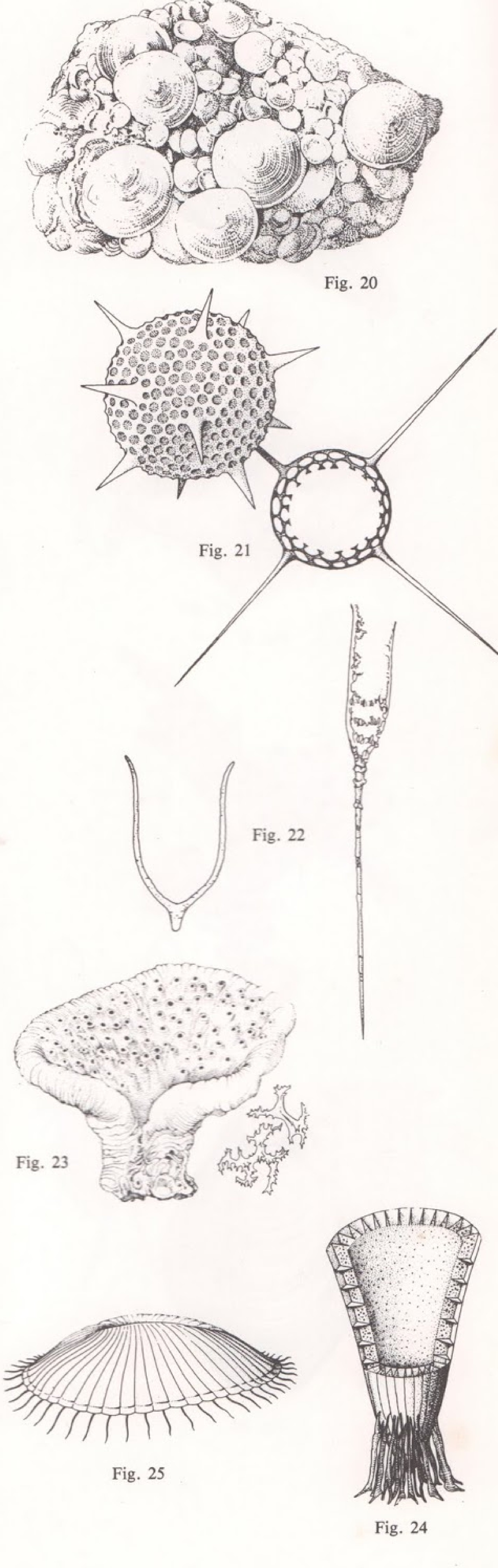

Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 25
Fig. 24



Fig. [illegible]



Fig. [illegible]



Fig. [illegible]



Fig. [illegible]

Classe Scyphozoaires

[illegible]

Classe Hydrozoaires

[illegible]

Classe Anthozoaires

[illegible]

Embranchement **Bryozoaires**

[illegible]

Embranchement **Brachiopodes**

[illegible]

« Vers »

[illegible]

Embranchement **Chétognathes**

[illegible]

Embranchement **Annélides**

[illegible]

Ordre Errantia

[illegible]

Ordre Sédentaires

Les annélides polychètes sédentaires ont laissé de nombreuses traces de leur existence dans les mers du passé sous la forme de tubes d'habitation, de trous creusés dans le fond de la mer et de traces calcaires d'habitation (fig. 30).

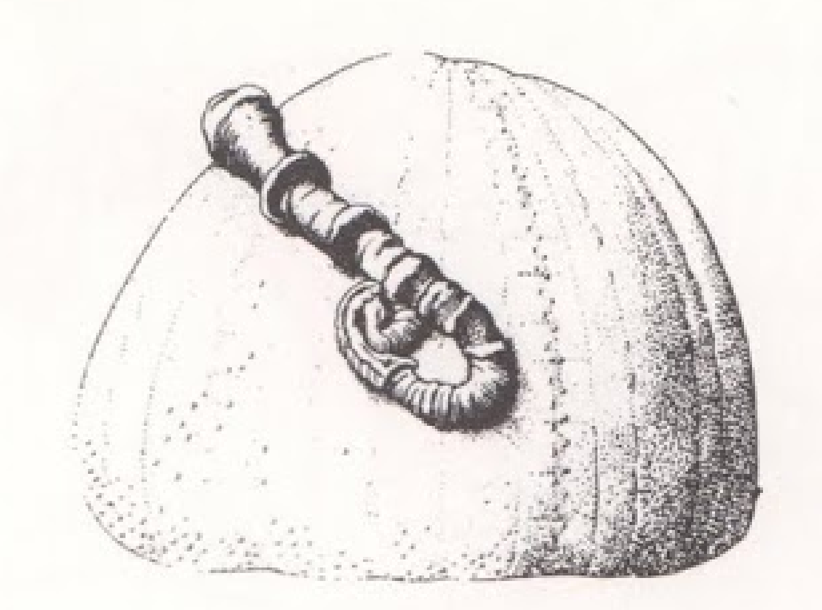


Fig. 30

Ordre Miskoïdés

Ce sont des annélides marins de grandes dimensions, qui ont vécu au Cambrien et se sont éteints à la fin de cette période géologique. Ces animaux à corps mou sont connus parce que leurs représentants ont été conservés dans un gisement canadien.

Conodontes

Les conodontes sont parmi les derniers mystères paléontologiques. Ce sont des micro-fossiles semblables à de petits éléments de mâchoires (fig. 31), très communs dans les roches formées entre l'Ordovicien et le Triasique. Bien que de nombreux savants les considèrent comme les mâchoires d'un type de ver encore inconnu, les conodontes ne sont pas encore définis avec certitude. Certains paléontologues hasardent l'hypothèse qu'il pourrait s'agir de parties fossilisées de gastéropodes, de céphalopodes ou de quelque vertébré aquatique primitif.

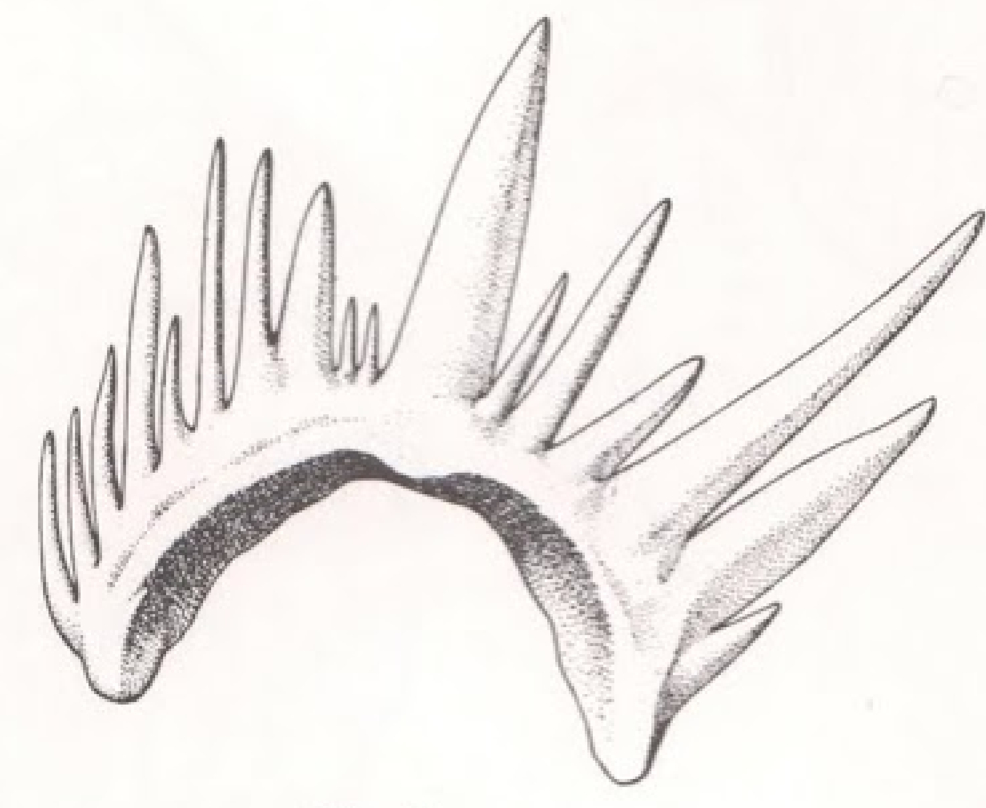


Fig. 31

Embranchement **Arthropodes**

Les arthropodes sont les invertébrés actuellement les plus répandus dans la nature et comptent assurément au nombre des plus évolués. Grâce à la présence d'un squelette externe chitineux assez résistant, ils ont pu se conserver fort bien à l'état fossile. Les arthropodes sont connus depuis la fin du Précambrien.

Sous-embranchement **Onychophores**

Connus depuis le Pécambrien, les onychophores (ou péripates) avaient au début de leur histoire un habitat complètement différent de l'actuel (fig. 32). Un des premiers onychophores connus, le genre *Aysheaia* de la période cambrienne, était en fait un animal marin. Aujourd'hui, au contraire, les onychophores vivent dans l'ambiance humide des sous-bois des régions tropicales.

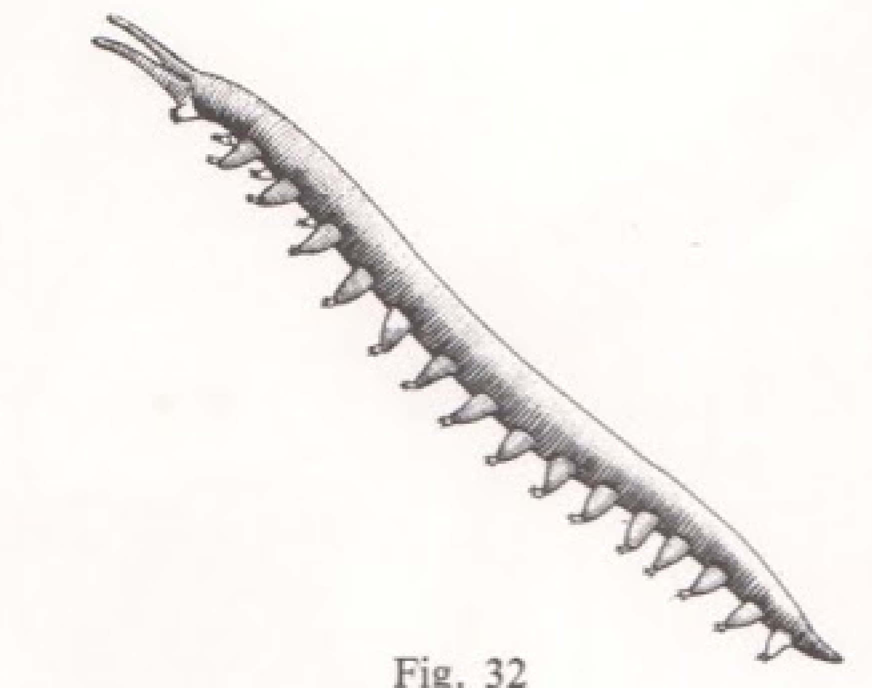


Fig. 32

Sous-embranchement **Trilobitomorphes**

Classe Trilobitoïdés

Les trilobitoïdés sont des arthropodes primitifs qui ont vécu durant la période cambrienne ; leurs caractéristiques sont telles qu'ils peuvent être considérés comme les ancêtres des différents groupes d'arthropodes.

Classe Trilobites

Les trilobites, arthropodes paléozoïques apparus au Cambrien et disparus au Permien, étaient des animaux marins caractérisés par la présence d'un squelette externe divisé en trois parties, ou lobes, en largeur comme en longueur (fig 33). Chaque segment du corps portait une paire de pattes de structure primitive. Elles étaient toutes de même taille, sauf la première paire, transformée en antennes. Grâce à quelques exemplaires fossilisés de façon parfaite, l'anatomie des trilobites est connue dans chacune de ses particularités ; le nombre exceptionnel de fossiles a rendu ce groupe extrêmement utile pour la datation des terrains de l'ère paléozoïque et a permis également la reconstitution complète de leur histoire évolutive.

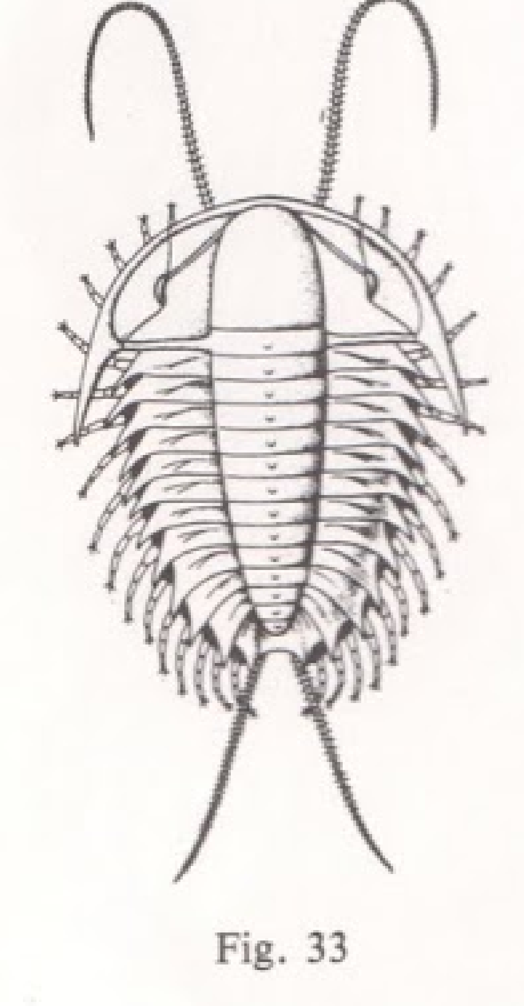


Fig. 33

Sous-embranchement **Chélicérates**

Classe Mérostomes

Il s'agit d'animaux aquatiques représentés actuellement dans la nature par le genre *Limulus,* apparu à la période triasique. Durant l'ère paléozoïque, les mérostomes étaient très répandus avec le groupe des euryptéridés, gigantesques scorpions d'eau qui atteignaient dans certains cas des dimensions énormes (fig. 34). Le genre *Pterygotus,* qui a vécu au Silurien et au Dévonien, était long d'environ 2 mètres et fut le plus grand arthropode à avoir jamais vécu.

Classe Arachnides

Ces animaux sont attestés à l'état fossile depuis le Silurien avec l'espèce *Palæophonus nuncius,* un scorpion qui fut, dans l'état actuel de nos connaissances, le premier animal terrestre. Les araignées sont, au contraire, d'origine plus récente, puisqu'elles apparurent à la période carbonifère.

Classe Pycnogonides

Animaux fort peu représentés à l'état fossile ; leurs premiers exemplaires sont apparus à la période dévonienne.

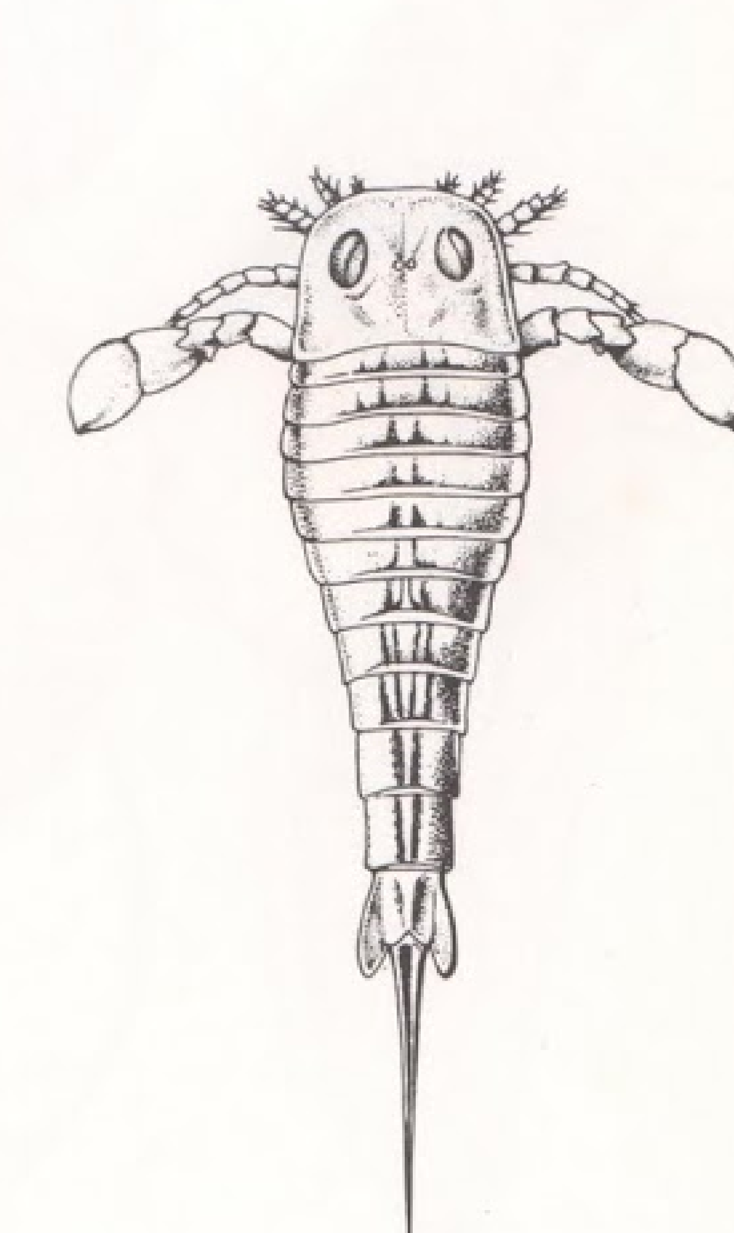
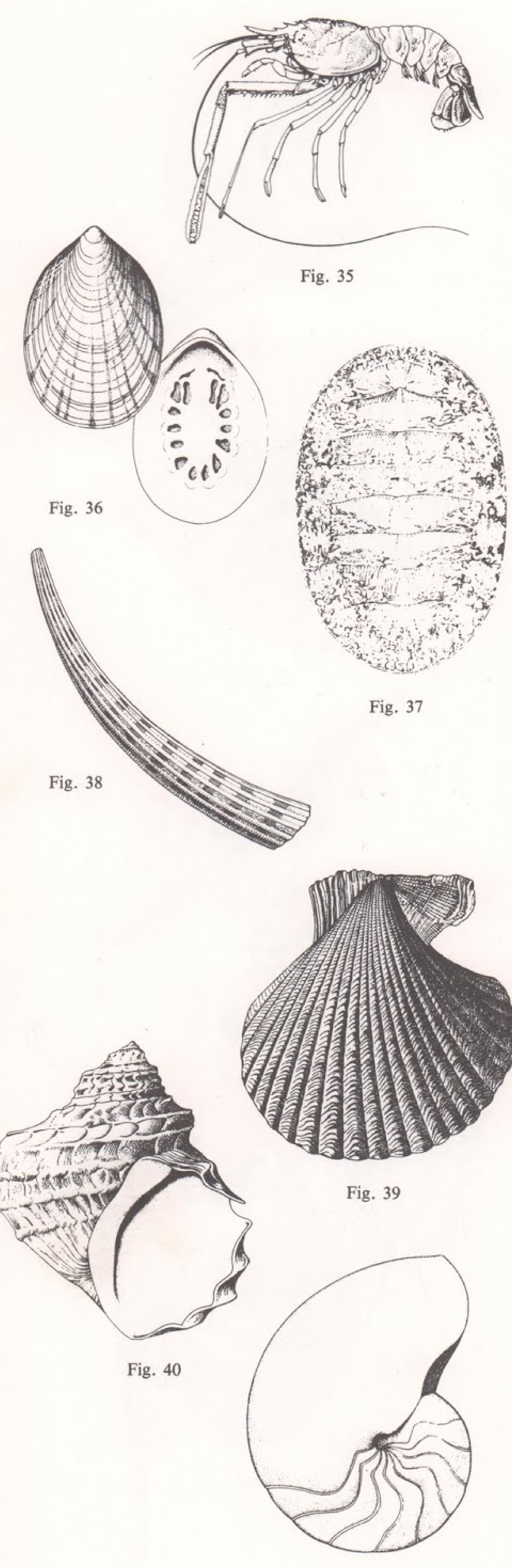


Fig. 34


Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37
Fig. 38
Fig. 39
Fig. 40
Fig. 41

Sous-embranchement **Antennates**

Classe Crustacés

Les crustacés, apparus à la période cambrienne, sont assez communs à l'état fossile. Dans les mers du passé, les espèces suivantes furent très abondantes : les ostracodes, petits crustacés dotés d'une coquille chitineuse ou calcaire bivalve, que l'on utilise comme fossile guide pour la datation relative des terrains ; les cirripèdes, crustacés aberrants dont le corps est protégé par une épaisse coquille formée de plaques calcaires, qui vivent attachés aux roches côtières ; les malacostracés, crustacés supérieurs auxquels appartiennent les écrevisses et les crabes, apparus ceux-ci au Jurassique, celles-là au Triasique (fig. 35).

Classe Myriapodes

Les myriapodes firent leur apparition à la période dévonienne, mais ne se développèrent pas avant le Carbonifère, en concomitance avec l'épanouissement des luxuriantes forêts de cette période.

Classe Insectes

Les premiers insectes apparurent sur la Terre durant la période dévonienne, avec des formes sans ailes. Les premiers insectes ailés se développèrent au Carbonifère, avec le groupe des paléodictyoptéroïdes auquel appartient le genre *Meganeura,* sorte d'énorme libellule de 70 centimètres d'envergure. Comme les arachnides et les myriapodes, on trouve très fréquemment les insectes fossilisés dans de l'ambre, résine solidifiée des anciens conifères.

Embranchement **Mollusques**

Aucun groupe d'invertébrés, quelle que puisse être son étendue, ne revêt en paléontologie l'importance des mollusques, aussi bien pour leur abondance et leur diversité que pour les indications précieuses qu'ils livrent aux savants lorsqu'on les trouve à l'état fossile. La diffusion des mollusques à l'état fossile vient du fait que la majeure partie d'entre eux possède une coquille calcaire qui se conserve facilement ; mais leur intérêt paléontologique est dû à leur pourcentage élevé dans les sédiments et au fait qu'ils représentent des milieux aussi nombreux que divers. D'un côté, comme ils ont produit de nombreuses variations de forme au cours des temps géologiques, ce sont d'excellents fossiles guides pour la datation relative des terrains ; de l'autre, comme ils permettent la reconstitution des milieux ambiants du passé, les mollusques sont d'excellents indicateurs écologiques.

Classe Monoplacophores

Ces animaux, caractérisés par une coquille externe constituée d'une seule valve en forme de capuchon, sont les plus primitifs de tous les mollusques (fig. 36). Ils furent abondants durant le Paléozoïque et on les crut éteints jusqu'au jour où un monoplacophore vivant fut dragué dans le fond de l'océan Pacifique.

Classe Polyplacophores

Les polyplacophores sont des mollusques marins pourvus d'une coquille formée de huit plaques articulées entre elles (fig. 37). Ils sont peu courants à l'état fossile et les exemplaires les plus anciens proviennent des terrains cambriens.

Classe Scaphopodes

Ce sont des mollusques dotés d'une coquille externe calcaire en forme de tube légèrement recourbé (fig. 38). Apparus à la période ordovicienne, ils sont assez abondants dans les mers actuelles.

Classe Lamellibranches

Le groupe des lamellibranches (fig. 39), auquel appartiennent les huîtres, les moules et beaucoup d'autres mollusques comestibles, a un grand intérêt paléontologique : on les trouve facilement à l'état fossile et ils fournissent, par leur présence dans les sédiments, des indications fort précieuses sur les anciens milieux de vie. Les lamellibranches apparurent à la période cambrienne et donnèrent naissance, au cours de leur évolution, à une incessante floraison de nouveaux groupes ; certains d'entre eux s'éteignirent après une période de vie plus ou moins longue, mais d'autres se conservèrent sans beaucoup de changements jusqu'à nos jours. Parmi les groupes disparus, il faut mentionner spécialement les rudistes ou hippurites, lamellibranches de récifs-barrières à coquille bizarre, qui ont vécu durant le Jurassique et le Crétacé.

Classe Gastéropodes

Comme les lamellibranches, les gastéropodes (fig. 40) ont une grande valeur en paléontologie. Ils se développèrent au Cambrien et donnèrent naissance, au cours de l'histoire terrestre, à un grand nombre d'espèces diverses, utilisées par les paléontologues comme fossiles caractéristiques et comme indicateurs écologiques et climatiques. Parmi les groupes qui ont aujourd'hui disparu, il faut relever les tentaculitidés, petits gastéropodes du Paléozoïque inférieur, caractérisés par une coquille conique.

Classe Céphalopodes

Les céphalopodes sont assurément les mollusques les plus évolués ; ce sont des animaux exclusivement marins qui possèdent presque tous une coquille interne ou externe. Ils furent très abondants au cours de toutes les époques géologiques du passé. Des trois sous-classes en

quoi on les divise, seuls les dibranchiaux sont aujourd'hui très répandus ; les nautiloïdés sont réduits à un petit nombre d'espèces du genre *Nautilus* et les ammonoïdés ont disparu à la fin du Crétacé.

Sous-classe Nautiloïdés

Les nautiloïdés (fig. 41) sont actuellement attestés par le seul genre *Nautilus,* qui possède une coquille planospiralée à compartiments. Dans les mers anciennes, ces animaux furent très répandus ; durant le Paléozoïque, depuis la période cambrienne, on trouvait des espèces à coquille droite, des espèces à coquille légèrement recourbée et des espèces à coquille planospiralée. Leur déclin commença au Mésozoïque, quand disparurent les types les plus primitifs pour faire place aux nautiloïdés de type moderne, analogues au *Nautilus* actuel.

Sous-classe Ammonoïdés

Les ammonoïdés (fig. 42), plus communément appelés ammonites, sont un vaste groupe de céphalopodes apparu à la période dévonienne et disparu à la fin du Crétacé. Il s'agit d'animaux marins caractérisés par une coquille externe généralement planospiralée, divisée intérieurement en compartiments aux cloisons compliquées. Le grand nombre de formes diverses, la grande rapidité d'évolution et la vaste diffusion géographique font des ammonites d'excellents fossiles directeurs pour les terrains de l'ère mésozoïque.

Sous-classe Dibranchiaux

Cette sous-classe regroupe presque tous les céphalopodes vivant actuellement : les seiches, les calmars, les poulpes. On classe également dans ce groupe les bélemnites, apparues à la période triasique et disparues vers la fin du Crétacé ou, peut-être, au début du Paléogène. Il s'agit de céphalopodes qui avaient l'aspect d'un calmar actuel à dix tentacules et possédaient une coquille interne très robuste ; c'est habituellement la seule partie de l'animal qui se soit conservée à l'état fossile (fig. 43). Pour ce qui est des groupes vivant actuellement, les seiches apparurent à la fin de l'ère mésozoïque, les calmars au Jurassique inférieur et les poulpes au Crétacé supérieur.

Embranchement **Échinodermes**

Ce sont des animaux marins complexes, qui possèdent un système nerveux, un système circulatoire et un système digestif bien différenciés. Tous les échinodermes sont caractérisés par un squelette dermique qui peut être continu (il est alors constitué de plaques calcaires) ou discontinu (auquel cas ce sont des spicules isolés). Dans le premier cas, de loin le plus fréquent, le squelette renferme tous les organes comme en un étui ; étant très résistant, il se conserve facilement à l'état fossile. Les échinodermes sont apparus au Cambrien et connurent une histoire évolutive très complexe ; on les divise en classes nombreuses, dont certaines sont complètement éteintes.

Classe Cystidés

Ce sont des échinodermes primitifs, qui ont vécu de l'Ordovicien au Dévonien ; ils sont caractérisés par un étui globulaire ou aplati formé de plaques polygonales (fig. 44). Cet étui possédait un certain nombre de bras et un pédoncule qui attachait l'animal au substrat solide du fond marin.

Classe Blastoïdes

Les blastoïdes ont vécu de l'Ordovicien au Permien et étaient caractérisés par un étui ovoïde composé de treize pièces principales, sans bras ni pédoncule (fig. 45).

Classe Édrioastéridés

Échinodermes à corps globulaire ou aplati, ils vivaient attachés au fond de la mer par la partie inférieure de l'étui, dépourvu de pédoncule. Cet étui était constitué d'un grand nombre de plaques aux contours irréguliers et présentait cinq zones ambulacraires formées de plaquettes plus petites (fig. 46). Les édrioastéridés vécurent du Cambrien au Carbonifère.

Classe Crinoïdes

Ce sont les actuels lys de mer, formés d'un étui ovoïde muni de bras articulés et d'un long pédoncule par lequel l'animal s'attache au fond de la mer (fig. 47). Les crinoïdes sont apparus à l'Ordovicien ; ils furent très abondants durant l'ère paléozoïque et connurent une histoire évolutive très compliquée.

Classe Astérides

Ce sont les étoiles de mer communes, dont l'histoire commence à la période ordovicienne ; on en a trouvé de nombreux exemplaires parfaitement fossilisés (fig. 48).

Classe Échinidés

Ce sont les oursins, ou châtaignes de mer, que tout le monde connaît, et qui furent beaucoup plus abondants par le passé qu'ils ne le sont actuellement. L'histoire des échinidés a commencé

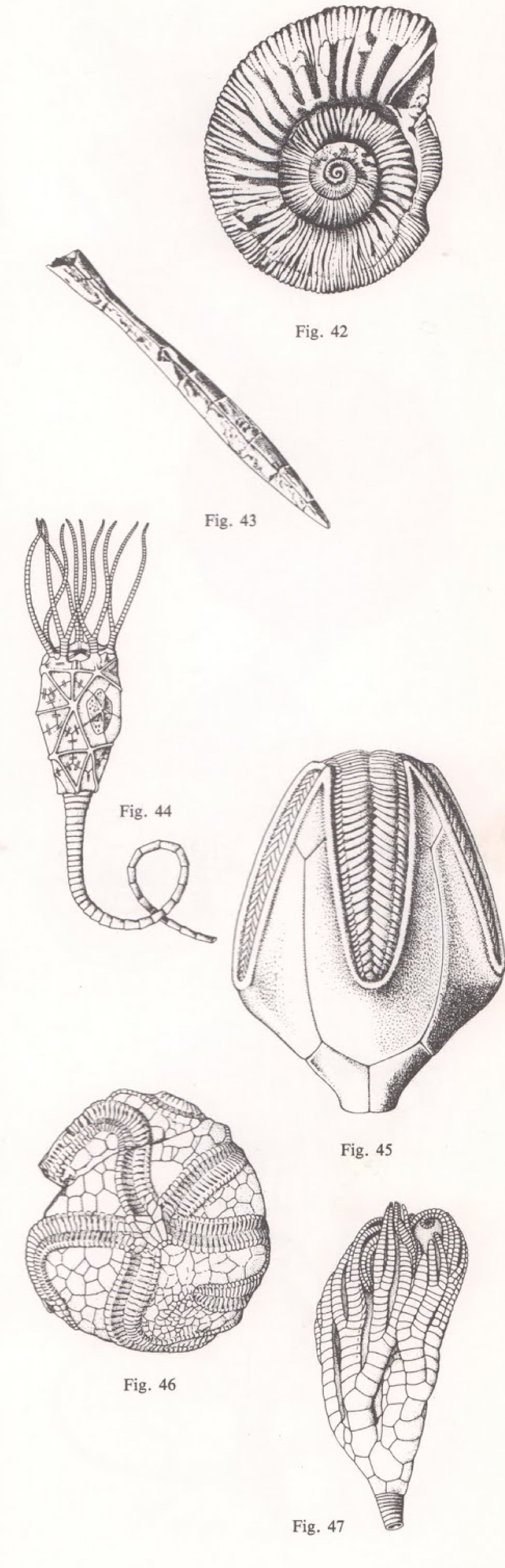


Fig. 42

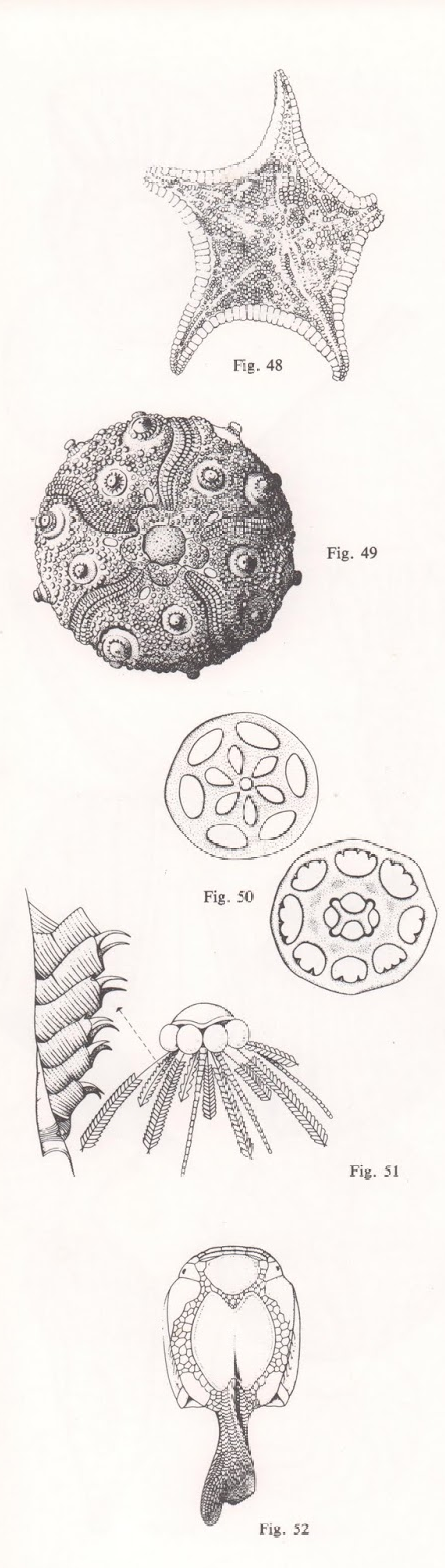
Fig. 43

Fig. 44

Fig. 45

Fig. 46

Fig. 47


Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52

à la période ordovicienne. Il en existe deux types fondamentalement différents : les échinidés réguliers (fig. 49), qui ont un étui de structure très géométrique (lépidocentrides, archaeocidarides et cidarides) ; et les échinidés irréguliers (fig. 50), oursins à étui de structure irrégulière et dépourvus de gros piquants (clypeastroïdes et spatangoïdes).

Classe Holothurides

Ce sont les actuels concombres de mer. Ces échinodermes ne possèdent pas de squelette externe continu formé d'un ensemble de plaques, mais leur intérieur est garni de petits éléments calcaires très nombreux, dont la forme caractéristique est assez facilement reconnaissable (fig. 50). À cause de l'absence d'étui résistant, on trouve rarement les holothurides à l'état fossile ; mais les petits éléments isolés sont très communs dans les sédiments. Les premiers exemplaires d'holothurides sont apparus à la période cambrienne.

Sous-embranchement **Stomocordés**

Les stomocordés sont des animaux de transition entre les invertébrés et les cordés.

Classe Ptérobranches

Il s'agit d'organismes coloniaux dans lesquels les différents individus sont réunis entre eux par une structure commune, corde ramifiée baptisée « stolon ». Le stolon et les différents individus de la colonie sont protégés par un squelette en forme de tube ramifié. Ils sont attestés à l'état fossile depuis la période crétacée.

Classe Graptolithes

Les graptolithes constituent un groupe complètement éteint, dont les représentants furent très répandus dans les mers depuis le Cambrien jusqu'au Carbonifère inférieur. Ce sont des organismes coloniaux pélagiques, analogues aux ptérobranches, qui vivaient enfermés dans un squelette externe chitineux. La colonie était formée de petits segments annulaires superposés et se prolongeait selon une ligne droite ou incurvée, simple ou ramifiée, à laquelle s'appuyaient les étuis renfermant les différents individus (fig. 51).

Embranchement **Cordés**

Les cordés sont des animaux à symétrie bilatérale, qui possèdent une très haute différenciation de leurs organes et une corde dorsale appelée « notocorde ». Ils constituent un groupe fort hétérogène, tant pour leur organisation anatomique que pour l'aspect général de leur corps. On regroupe, en effet, dans les cordés des animaux sans squelette comme les hémicordés, les tuniciers, ou urocordés, et les céphalocordés, ou acrâniens, rares à l'état fossile ; et des animaux à squelette interne osseux ou cartilagineux, comme les vertébrés.

Sous-embranchement **Vertébrés**

Les vertébrés sont des animaux pourvus d'un squelette osseux ou cartilagineux à l'intérieur du corps ; ce squelette est composé d'un axe, ou colonne vertébrale, formé de segments osseux séparés, ou vertèbres, qui protègent une corde dorsale persistante. Le système nerveux central est situé dorsalement par rapport à la corde et il s'épanouit dans sa partie antérieure par un encéphale, enfermé et protégé par un squelette céphalique. La partie antérieure de l'appareil circulatoire est constituée par un organe pulseur, le cœur. Les vertébrés comprennent huit classes.

Classe Agnathes

Les agnathes ou cyclostomes sont des vertébrés aquatiques, à squelette interne cartilagineux, dépourvus de membres et de véritables mâchoires ; ils s'opposent ainsi aux gnathostomes, auxquels appartiennent toutes les autres classes de vertébrés dotés de mâchoires. Les agnathes comprennent les vertébrés les plus primitifs et les plus anciens, appelés aussi ostracodermes, dont les premiers représentants sont apparus pendant la période ordovicienne, La classe comporte deux sous-classes.

Sous-classe Céphalaspidomorphes

Les céphalaspidomorphes incluent certains agnathes primitifs qui ont vécu entre l'Ordovicien et le Dévonien, caractérisés par la présence d'une forte carapace externe et par un corps assez aplati ; et les agnathes modernes de l'ordre des cyclostomes, au corps allongé et cylindrique, dépourvu de carapace, comme les lamproies.

Sous-classe Ptéraspidomorphes

Ce sont des agnathes pourvus d'une cuirasse externe, qui ont vécu dans les eaux marines et dans les eaux douces depuis l'Ordovicien jusqu'au Dévonien (fig. 52).

Classe Placodermes

Il s'agit de vertébrés aquatiques, aujourd'hui disparus, qui vécurent durant le Dévonien. Plus évolués que les agnathes, les placodermes possédaient un blindage externe, des mâchoires mobiles et des membres sous forme de nageoires paires à l'avant et à l'arrière (fig. 53). Le développement des mâchoires mobiles et des membres permit à ces animaux de se détacher de la vie sur les fonds marins et de devenir des prédateurs mobiles et féroces. Le placoderme le plus marquant

que l'on connaisse est le genre *Dinichthys,* du Dévonien ; il possédait une cuirasse de protection sur la tête et la partie antérieure du corps qui, à elle seule, atteignait 3 mètres de longueur.

Classe Chondrichthyens

Les chondrichthyens sont des poissons à squelette cartilagineux qui vivent encore très nombreux dans les mers actuelles : squales, raies, etc. Ces vertébrés, apparus au Dévonien, comptent, à côté des groupes encore vivants, des groupes éteints tels que les protosélaciens (*Cladoselache,* du Dévonien, et *Pleuracanthus,* du Permien inférieur, fig. 54). Les sélaciens de type moderne apparurent à l'ère paléozoïque : les hypotrèmes (rajidés, dasyatidés, torpédinidés, myliobatidés et mobulidés) au Jurassique ; les holocéphales (chimères actuelles) au Dévonien.

Classe Ostéichthyens

Les ostéichthyens sont des poissons à squelette osseux qui constituent aujourd'hui la majeure partie de la faune ichthyologique. On les divise en deux sous-classes, les actinoptérygiens et les sarcoptérygiens ; toutes deux sont apparues à la période dévonienne et sont riches de représentants encore vivants. Certains paléontologues attribuent à ce groupe les squales (c'est-à-dire le groupe des acanthodiens), poissons qui furent assez répandus du Silurien au Permien. Du point de vue de l'évolution paléontologique, les sarcoptérygiens ont une très grande importance, parce qu'ils se trouvent sur la lignée évolutive qui conduira aux vertébrés terrestres, tels les amphibiens. Les sarcoptérygiens comprennent les deux groupes des dipneustes et des crossoptérygiens. Les premiers furent très abondants pendant le Dévonien, et sont aujourd'hui confinés aux eaux intérieures de l'Amérique du Sud, de l'Afrique et de l'Australie. Les crossoptérygiens (fig. 55), ancêtres directs des amphibiens, disparurent presque complètement à la fin du Crétacé ; il n'en reste qu'une seule espèce, le *Latimeria chalumnae,* découvert récemment dans les eaux du canal du Mozambique.

Classe Amphibiens

Les amphibiens, dérivés des crossoptérygiens de la période dévonienne, furent les premiers vertébrés à s'aventurer sur la terre ferme ; ils sont caractérisés par une adaptation encore incomplète au milieu subaérien. Les amphibiens modernes diffèrent sensiblement des poissons crossoptérygiens, mais il existe un groupe fossile comprenant certaines formes qui montrent des caractères de transition avec ces poissons du Paléozoïque ; il s'agit des amphibiens labyrinthodontes et, en particulier, de l'ordre des ichthyostégidés : ses représentants, bien qu'ils aient déjà l'aspect de véritables animaux terrestres, avec des pattes bien développées, peuvent être considérés comme un stade intermédiaire entre les poissons et les amphibiens.
Les labyrinthodontes (fig. 56), les amphibiens primitifs et la majeure partie des lépospondyles (un autre groupe développé au Paléozoïque) disparurent entre le Permien et le Triasique. Ne survécurent que peu de formes, qui donnèrent naissance aux amphibiens modernes ; parmi ceux-ci, les anoures apparurent au Jurassique, les urodèles au Crétacé. Les labyrinthodontes du Paléozoïque furent à l'origine des premiers reptiles du Carbonifère.

Classe Reptiles

Les reptiles sont des animaux plus évolués que les amphibiens, dont ils se distinguent par des particularités anatomiques précises, mais surtout parce qu'ils ont supprimé le premier stade de développement aquatique ; ils peuvent, en effet, pondre hors de l'eau un œuf amniotique. Les reptiles sont apparus sur la Terre à la période carbonifère et dérivent des embolomères, un groupe d'amphibiens labyrinthodontes. Au Paléozoïque supérieur et au Mésozoïque, ils connurent une véritable explosion évolutive qui en fit bientôt les maîtres du monde. Si les reptiles actuels sont relativement peu nombreux, par suite des grandes extinctions survenues à la fin de l'ère mésozoïque, les reptiles fossiles comprennent une immense variété de formes diverses, adaptées à toutes les niches écologiques. Pendant l'ère mésozoïque, on trouvait en effet des reptiles herbivores et des reptiles carnivores, des reptiles d'eau douce et des reptiles marins, des reptiles adaptés aux divers milieux subaériens et même des reptiles volants ! La classe des reptiles est divisée en six sous-classes, sur la base de la structure du crâne et, plus particulièrement, d'après la présence, l'absence, le nombre et la disposition des ouvertures (ou fosses) temporales. Trois de ces sous-classes comprennent des représentants encore vivants aujourd'hui.

Sous-classe Anapsides

Les anapsides, caractérisés par un crâne dépourvu de fosses temporales, ont une grande importance dans l'histoire évolutive des vertébrés ; ils incluent en effet les formes les plus primitives qui peuvent être considérées comme les ancêtres de tous les reptiles fossiles et vivants : ce sont les cotylosauriens, qui ont vécu du Carbonifère au Triasique, et dont certains présentent des caractères anatomiques de transition entre ceux des labyrinthodontes et ceux des reptiles. C'est également dans la sous-classe des anapsides que l'on range l'ordre des chéloniens, ou tortues, qui sont donc les reptiles les plus primitifs parmi ceux qui vivent encore de nos jours. Les chéloniens apparurent sur la Terre à la fin du Permien ou au début du Triasique (fig. 57).

Sous-classe Lépidosauriens

Les lépidosauriens sont des reptiles diapsides (dotés de deux fosses temporales). Ils comprennent les groupes encore vivants des squamates (lézards et serpents) et des rhynchocéphales (comme l'hattéria), tous deux apparus au Triasique, et le groupe fossile des éosuchiens, apparu au Permien et disparu à la fin du Crétacé. Pendant l'ère mésozoïque, les squamates et les rhynchocéphales furent très abondants, beaucoup plus qu'ils ne le sont aujourd'hui. Parmi les premiers, il faut mentionner les mosasaures, squamates marins apparentés aux varans actuels, qui pouvaient atteindre 10 mètres de longueur (fig. 58).

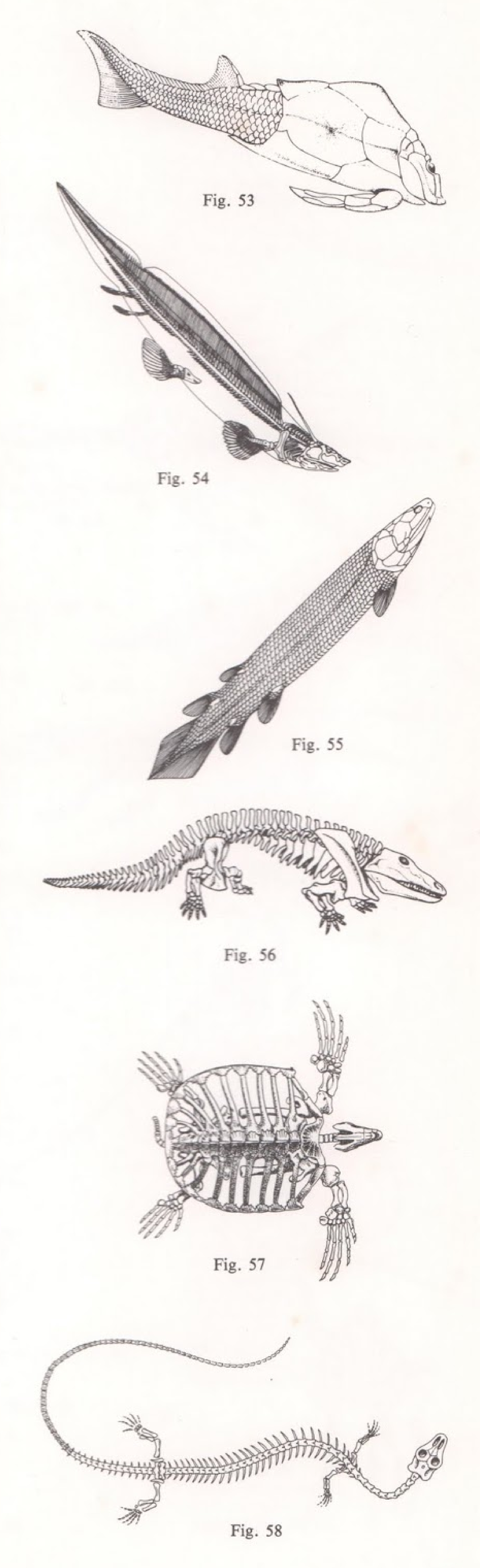


Fig. 53

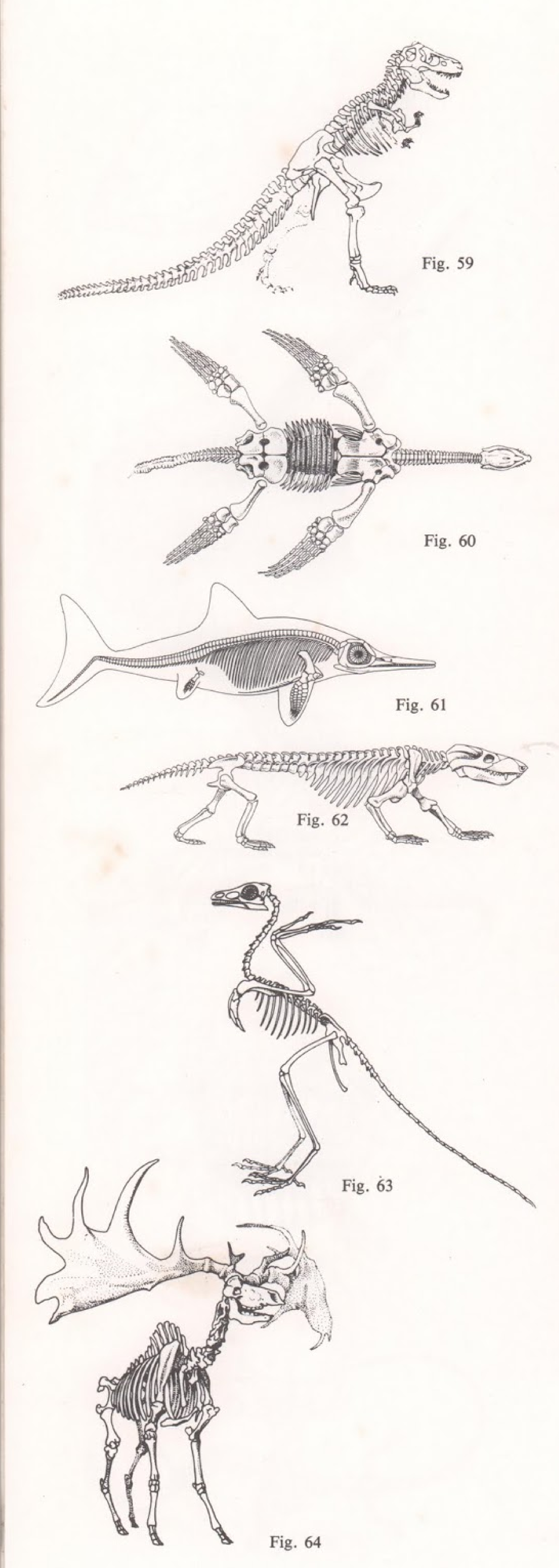
Fig. 54

Fig. 55

Fig. 56

Fig. 57

Fig. 58


Fig. 59
Fig. 60
Fig. 61
Fig. 62
Fig. 63
Fig. 64

Classe Archosauriens

Comme les lépidosauriens, les archosauriens sont des reptiles diapsides. Ces animaux très intéressants sont divisés en cinq ordres et caractérisés par une tendance à acquérir la station verticale. Cette tendance, qui amena beaucoup de ces reptiles à marcher en utilisant seulement leurs pattes postérieures, permit également à certains groupes la modification de leurs membres antérieurs et le développement de structures alaires. C'est ainsi que les archosauriens comprennent l'ordre des ptérosauriens (ou reptiles volants), qui vécurent pendant l'ère mésozoïque, l'ordre des dinosaures saurischiens et celui des dinosaures ornithischiens, apparus au Triasique, et l'ordre des crocodiliens, apparus également au Triasique, mais attestés encore de nos jours (fig. 59).

Sous-classe Euryapsides

Une fosse temporale haute caractérise le crâne de ces reptiles aujourd'hui disparus. Les euryapsides apparurent au Permien, connurent leur plus grande expansion évolutive au Triasique et s'éteignirent à la fin du Crétacé. On attribue à cette sous-classe de nombreux reptiles adaptés à la vie aquatique, parmi lesquels les plésiosaures (fig. 60), communs au Jurassique et au Crétacé, qui pouvaient dépasser les 10 mètres de longueur.

Sous-classe Ichthyoptérygiens

Les ichthyoptérygiens sont des reptiles parfaitement adaptés à la vie aquatique, dont la forme corporelle était tout à fait semblable à celle des squales et des dauphins actuels. Apparus à la période triasique, ils perdurèrent jusqu'à la fin du Crétacé, époque à laquelle ils disparurent soudainement et complètement. Contrairement aux autres reptiles aquatiques, les ichthyoptérygiens (ou ichthyosauriens) étaient si adaptés à la vie aquatique qu'ils ne pouvaient sortir de l'eau, même pour la ponte des œufs. Ils étaient donc ovovivipares, comme semble le confirmer la découverte de femelles mortes durant la mise bas (fig. 61).

Sous-classe Synapsides

Les synapsides sont des reptiles pourvus d'une fosse temporale en position basse. Ils constituent un groupe à présent éteint, qui vécut durant les périodes permienne et triasique et eut une grande importance dans l'histoire de l'évolution des vertébrés. Au cours de leur évolution, en effet, de nombreux groupes de synapsides développèrent une tendance à l'acquisition de caractères mammaliens. Les formes les plus évoluées, appelées justement reptiles mammaliens, sont des transitions entre ces deux groupes de vertébrés et ont à coup sûr donné naissance aux premiers mammifères proprement dits. Dans ce type de transition, la distinction entre reptile et mammifère se fonde sur la position des os carré et articulaire : chez les reptiles, ces os se trouvent respectivement dans le crâne et dans la mandibule ; chez les mammifères, au contraire, ces os se sont déplacés dans la région de l'oreille moyenne et se sont transformés en éléments utilisés dans la transmission des vibrations sonores du tympan à l'oreille interne (fig. 62).

Classe Oiseaux

Les oiseaux ont une structure squelettique extrêmement délicate et se conservent rarement à l'état fossile. En conséquence, l'histoire de leur évolution n'est connue que fragmentairement. Le plus ancien oiseau connu est l'*Archæopteryx lithographica* (fig. 63), qui vivait durant le Jurassique supérieur ; c'était un oiseau avec des plumes, mais aussi pourvu de dents et d'une longue queue semblable à celle des reptiles. Il s'agit certainement d'une forme de transition entre les reptiles et les oiseaux, qui indique clairement l'origine de ces derniers. On considère plus précisément aujourd'hui que les oiseaux sont dérivés d'un groupe de dinosaures coureurs. Les oiseaux sont divisés en deux sous-classes : celle des archaeornithiformes, qui comprend seulement l'*Archæopteryx,* et celle des néornithiformes, à laquelle sont attribués tous les autres oiseaux connus. L'explosion évolutive des oiseaux s'est produite au début de l'ère cénozoïque.

Classe Mammifères

Les mammifères (fig. 64) sont les vertébrés les plus évolués ; ils se différencient des reptiles par certaines caractéristiques anatomiques importantes, comme l'homéothermie et la viviparité. Toutefois, comme ces caractéristiques ne sont pas observables sur les restes squelettiques fossiles, la distinction paléontologique entre les reptiles et les mammifères est fondée arbitrairement sur la disposition des os carré et articulaire (cf. *supra*). Les plus anciens mammifères connus à l'état fossile remontent à la période triasique ; ce sont des animaux de taille réduite appartenant au groupe des docodontes, et qui n'étaient pas très différents de certains reptiles mammaliens. Pendant toute la durée du Triasique et du Jurassique consécutif, les mammifères furent peu répandus et fort peu différenciés. Durant cette période, outre les docodontes, on relevait des groupes primitifs qui ont aujourd'hui disparu : les triconodontes, les multituberculés, les symétrodontes et les pantothériens ; on n'en connaît que fort peu d'exemplaires complets et un certain nombre de dents. Les pantothériens donnèrent naissance, au Crétacé, aux marsupiaux et aux placentaires, qui évoluèrent ensuite en deux lignées séparées. C'est seulement à l'ère cénozoïque que ces deux groupes amorcèrent la radiation évolutive correspondant à la disparition des grands reptiles, qui devait les amener à devenir (surtout les placentaires) maîtres de la Terre. La systématique paléontologique distingue aujourd'hui 25 ordres de placentaires : nombre d'entre eux se sont éteints au cours de l'ère cénozoïque, mais d'autres se sont conservés jusqu'à nos jours.

« La Classification des fossiles », d'après
G. Pinna : *le Grand Livre des fossiles,* Rizzoli Éditeur 1976.

Index des noms cités

ATLAS POUR TOUS

Atlas illustré de l'Antiquité

Atlas illustré des pays bibliques

Atlas illustré du Moyen-Âge

Atlas illustré des grandes découvertes

Atlas illustré du monde moderne

Atlas illustré de la Terre

Atlas des merveilles

Atlas Nathan

Atlas de la nature

Atlas du monde vivant

Atlas de l'archéologie